

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Berlin.

Band XXVIII.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 13 Tafeln und 177 Abbildungen im Text.



1912
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Inhalt.

Seite

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm in Berlin.

Band XXVIII.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 1.

1912
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 25. Januar 1912.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes M. 16.—.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt" erbeten.

Observations on the Physiology of Seed Development in Staphylea.

By

J. Arthur Harris.

Carnegie Institution of Washington. Cold Spring Harbor, Long Island, U. S. A.

With 1 figure in the text.

I. Introductory remarks.

In most species of plants an ovule which does not receive a sperm ceases its development. Beyond this, we can hardly venture in a discussion of the causes which determine whether an ovule shall develop into a seed. Goebel in his "Organographie der Pflanzen" has frankly pointed out our almost complete ignorance of these matters, and I believe that most broadly informed botanists would agree with his statements. Yet the problem of the factors which determine the fate of an ovule seems to be of considerable interest, and definite knowledge perhaps of practical importance as well.

The logical method of approaching the problem seems to be to make a beginning somewhere, it does not matter much where, and to get quantitative approximations of the influence of individual factors until finally researches of a monographic character can be undertaken.

In a study of the factors influencing the length of the pod in *Staphylea*.[1]) I have had occasion to determine the correlation between the number of seeds per locule and the position of the fruit on the inflorescence and between the number of seeds per locule and the number of fruits per inflorescence for a single series of 2059 pods of *Staphylea trifolia* from the Missouri Botanical

[1]) Harris, J. Arthur, The Influence of the Seed upon the Size of the Fruit in *Staphylea*. (Bot. Gaz. In Press.)

Garden. In another place, the relationship between the characters of the inflorescence and the number of ovules has been discussed.[1])

In both of these papers the problems of fertility and fecundity were quite subsidiary, but the results were hardly what I had expected, and it seems desirable to present here the results of a study of three large series of data with special reference to the problem of the factors influencing the development of the seed.

The tables of data and the constants included here are almost without exception published for the first time, but the three series of material — all from the North American Tract of the Missouri Botanical Garden — have been utilized for other relationships in the two papers cited above. Hence it is unnecessary to discuss material or methods[2]) in detail.

II. Number of pods per inflorescence and fertility and fecundity.

Given a species in which the inflorescence produces fruits from only a small proportion of the flowers which it bears, and in which the fruits, in their turn, mature only a small percentage of their ovules into seeds, it seems of considerable physiological interest to ascertain whether the inflorescences bearing a large number of fruits are more (or less) able to mature their ovules into seeds than those having a smaller number. Has the competion of several fruits for the plastic material available for a particuliar inflorescence the effect of lessening the chances of the ovules of a fruit developing into seeds? Or, on the other hand, are the inflorescences with more than the average number of pods so much more vigorous that their fruits also mature a larger number of seeds?

We have an interesting suggestion along this line in the work of Waldron[3]) on oats. He found that the correlation between the number of grains per head and the mean weight of the grains was strongly negative, i. e. the heaviest grains were produced by the smallest heads. In the case of *Celastrus*, however, there is no trustworthy indication[4]) of an interdependence between the number of flowers formed per inflorescence and the number of seeds maturing per fruit, or between the number of fruits matured per inflorescence

---

[1]) Harris, J. Arthur, Further Observations on the Selective Elimination of Ovaries in *Staphylea*. (Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl. In press.)

[2]) The familar biometric methods have been employed in the analysis of the data. The means and standard devinations are omitted, since they have no direct bearing on the problems discussed. Sheppard's correction was not used.

[3]) Waldron, L. R., A Suggestion on Concerning Heavy and Light Seed Grain. (Ann. Nat. Vol. XLIV. 1910. p. 48—56.)

[4]) Harris, J. Arthur, Correlation in the Inflorescence of *Celastrus scondens*. (Ann. Report. Mo. Bot. Gard. Vol. XX. 1909. p. 116—122.)

and the number of seeds matured per fruit. Further data along these lines are much needed.[1])

We now take up the data available for *Staphylea*. As a basis of comparison for the correlations for number of fruits per inflorescence and number of seeds per locule I have determined the same relationship for number of ovules per locule.

To avoid the criticism so often urged against biometricians, that they obscure biological relationships by massing data, we again work with the individual shrubs for the 1906 collection. The data for the correlation between number of fruits per inflorescence and number of ovules per locule are given in Table I and those for the correlation between number of pods per inflorescence and number of seeds per locule in Table II. These are combination tables, comprising twenty individual correlation tables each. Data for r_{nf} are unnecessary, for this correlation can be calculated from the data for r_{no} and r_{ns} [2]) provided σ_f be known.[3])

Table 1 gives the correlation coefficients.

These constants are of so low an order that it has seemed idle to calculate the sixty individual probable errors. As in another paper on *Staphylea*, I have used the approximation $E_r = .04$. If we demand that a correlation constant shall deviate from 0 by at least 2.5 times its probable error to be considered trustworthy, it is clear that all values between $+.100$ and $-.100$ must be looked upon as of questionable signifiance.

Applying this criterion, we note that for r_{no} thirteen of the twenty values fall within the limits of $\pm .100$, and four exceed it so slightly that no significance is to be attached to them. Two constants are of a magnitude about four times our approximation to the probable error, and one, namely that for plant 28, is about eight to ten times its probable error. Surely no one would venture

---

[1]) Unfortunately, in *Staphylea* we cannot determine the relationship between the number of flowers produced per inflorescence and the fertilty characters. Morphogenetically, it would be interesting to know whether the inflorescences which produce a high number of flowers have fruits with relatively large (or small) numbers of ovules. From unpublished work, we know that there is sometimes a correlation between the number of fruits which an annual produces and the characteristics of these fruits, but as yet our knowledge of these matters is limited.

[2]) It is hardly necessary at this time to note that the biometrician designates the coefficient of correlation by r and the two characters between which the correlation is to be determined by the subscript letters. Thus, r_{no} is to be read "the correlation between the number of pods and the number of ovules per locule".

The characters considered in this paper are:

number of fruits per inflorescence $= n$,
position of fruits on the inflorescence axis, numbered from the proximal to the distal end $= p$,
number of ovules per locule $= o$,
number of seeds per locule $= s$,
number of ovules failing to develop per locule $= f$.

[3]) Data for σ_f are not published here since the correlations between the number of ovules failing to develop are not considered in great detail. They may be published in another connection later.

to attach much weight to these constants if he had any regard to their probable errors.

Taking next r_{ns}, we find that eighteen out of twenty differ from zero by less than .100, and that the two others only slightly exceed this limit.

Of the values for r_{nf}, fourteen fall below our limit of trustworthiness, five exceed it by not more than .063, and a single individual, again plant 28, shows a more substantial correlation.[1])

Notwithstanding the low values of the coefficients with regard to their probable errors, there may still be some significance in these constants. Suppose the real relationship between the characters to be 0; we would then not expect to find correlations of 0 when we calculated the coefficients upon the basis of three hundred locules, but results falling above or below this value by an amount due to the probable error of random sampling. This is precisely the condition observed; some have the positive and some the negative sign. Now by comparing the number of cases in which the values fall above and below 0, we may be able to get some idea of the sign, at least, of the correlation in a population of individuals.

For r_{no} nine of the coefficients have the positive and eleven the negative sign. In a series of only twenty individuals one could not expect a more nearly even division. The positive constants average .1305 while the negative ones give a mean correlation of —.0718. If we omit the high value for plant 28, the positive values average .1022. The mean for the twenty series, having regard to signs, is +.0192. But the standard deviation of the coefficients = .1226, about, and $.67449\ \sigma_r = \sqrt{20} = .0185$. The mean is, therefore, $A_r = .0192 \pm .0185$, and we conclude that so far as our data go there is no evidence in favor of any relationship between the number of fruits per inflorescence and the number of ovules per locule.

Consider r_{ns}. Of the twenty, four are positive as compared with sixteen negative, while if actually $r = 0$ and the results were due to random sampling, we should expect 10 and 10. Observation differs from theory by six cases. For the probable error, we have $.6745 \sqrt{20 \times .5 \times .5} = 1.51$, and 6 ± 1.51 is perhaps significant. The mean of the four positive coefficients is .0399 and that for the sixteen negative —.0598; for the whole twenty individuals $A = -.03987$. By the brute force method, $\sigma_r = .0530$ and $E_A = .00799$. Now an average correlation of $-.0399 \pm .0080$ may be significant, but with such low values throughout any cautious statistician would hesitate in attaching much significance to them.

The constants for r_{nf} need not be discussed in detail. Since the constants for r_{no} are about equally divided between positive and negative while those for r_{ns} are preponderatingly negative,

---

[1]) Naturally the suggestion of an arithmetical blunder in the case of this individual will occur to the reader, but I have been unable to find any slip in the work.

we expect r_{nf} to be positive in most cases, and find one fourth only to be negative.

Table 1.

Shrub	r_{no} Number of Fruits and Number of Ovules	r_{ns} Number of Fruits and Number of Seeds	r_{nf} Number of Fruits and Number of Ovules Failing
11	—.093	.035	.000
12	.131	.060	.055
13	—.075	—.090	.022
14	—.053	—.082	.103
15	—.041	—.042	—.009
16	—.012	—.054	.025
17	.173	—.031	.159
18	.178	—.001	.069
19	.038	—.058	.066
20	—.111	—.056	—.029
21	.010	—.024	.025
22	—.061	—.138	.105
23	—.081	.003	—.060
24	—.017	—.062	.006
25	.096	.062	.005
26	—.138	—.067	—.044
27	—.108	—.007	—.075
28	.357	—.035	.243
29	.093	—.083	.127
30	.097	—.128	.163

For all the pods collected for each year, we have:

Number per Inflorescence and Ovules per Locule:

1906, Table III, $r = .0391 \pm .0086$, $r/E_r = 4.6$.
1908, Table IV, $r = .0633 \pm .0061$, $r/E_r = 10.4$.
1909, Table V, $r = -.0539 \pm .0085$, $r/E_r = 6.3$.

Number per Inflorescence and Seeds per Locule:

1906, Table VI, $r = -.0474 \pm .0086$, $r/E_r = 5.5$.
1908, Table VII, $r = -.0494 \pm .0061$, $r/E_r = 8.1$.
1909, Table VIII, $r = .0626 \pm .0085$, $r/E_r = 7.4$.

Judged by the probable errors these constants might, taken individually, be regarded as statistically significant. We must note, however, that:

a) We have taken the number which gives the lowest possible probable error, and that if we used the number of fruits instead of the number of locules, the probable errors would be nearly doubled.

b) When very high or very low correlation coefficients are in hand, too great stress cannot be laid upon the probable errors.

c) The numerical values are too low to be of any practical biological significance, and positive and negative coefficients occur for both relationships.

Table I.

Combination Table showing the correlation between Number of Fruits per Inflorescence and Number of Ovules per Locule for twenty Individual Shrubs.

Shrub	4	5						6									7										8									
	3	1	3	4	5	6	8	2	3	4	5	6	7	8	9	12	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
11	—	—	1	—	1	—	—	—	2	12	6	6	10	—	—	—	—	5	15	13	6	3	—	—	—	—	—	15	33	16	40	35	21	—	—	—
12	—	—	1	1	—	—	1	—	5	3	1	—	4	1	—	—	—	10	25	13	5	10	4	—	1	—	—	—	32	76	36	12	35	16	—	20
13	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	3	—	—	—	—	—	—	—	1	14	32	24	7	—	—	—	—
14	—	—	1	1	2	1	—	16	33	15	10	3	—	—	—	—	36	62	22	31	10	—	—	—	—	—	—	14	12	10	17	4	—	—	—	—
15	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	5	1	—	—	—	—	—	—	1	8	11	19	1	—	3	—	—
16	—	—	3	2	1	—	—	2	3	2	9	1	—	2	—	—	1	12	10	2	4	—	3	—	—	—	—	14	53	48	45	23	—	19	—	—
17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	3	—	2	—	—	—	—	—	1	17	20	10	3	8	—	—	—	—
18	—	—	1	—	—	—	—	1	5	2	1	—	—	—	—	—	3	19	14	14	1	—	—	—	—	—	—	14	73	43	85	16	—	—	—	—
19	—	—	—	1	—	—	—	2	4	3	—	—	—	—	—	—	9	17	11	—	4	—	—	—	—	—	—	40	114	39	10	13	—	—	—	—
20	1	—	1	1	1	—	—	—	—	3	3	—	—	—	1	—	—	5	13	9	1	6	—	6	—	—	—	2	53	71	32	15	15	—	15	—
21	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	4	2	2	—	—	—	—	—	—	—	40	96	69	13	14	—	—	—	—
22	—	—	—	1	—	—	—	—	—	2	—	—	2	1	—	—	3	1	—	—	1	—	3	—	—	—	—	34	68	29	26	33	39	40	—	—
23	—	—	—	—	—	—	—	6	14	8	3	5	—	—	—	—	24	26	29	19	11	—	—	—	—	—	—	24	62	44	23	2	—	—	—	—
24	—	—	—	—	—	—	—	—	4	2	4	—	—	—	—	—	7	8	8	20	11	—	—	—	—	—	—	14	40	35	47	33	—	—	—	—
25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	1	7	11	—	—	—	—	—
26	—	—	—	—	—	—	—	4	9	16	7	2	—	—	—	—	9	26	39	18	11	—	—	—	—	—	—	17	60	50	19	5	—	—	—	—
27	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	—	—	—	—	—	1	5	—	4	—	—	—	—	—	—	7	30	52	15	39	10	—	—	—
28	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	19	16	19	—	5	2	—	—	—
29	—	—	—	—	—	—	—	7	16	4	12	—	—	6	—	4	23	26	6	22	—	—	9	—	—	10	—	12	30	26	55	—	—	9	—	—
30	—	—	—	—	—	—	—	12	8	32	31	11	—	—	—	—	19	17	54	24	30	—	—	—	—	—	—	5	2	22	17	16	—	—	—	—

Shrub	9										10									11							12					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	2	3	4	5	6	7	8	9	10	2	3	4	5	6	7	8	2	3	4	5	6	8
11	—	6	11	4	22	21	7	—	—	—	3	2	1	8	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12	—	—	5	12	6	1	11	2	—	8	—	1	3	4	—	3	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	—	1	19	39	28	13	—	—	—	—	10	20	57	20	16	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	—	3	20	28	30	7	—	10	—	—	1	29	59	30	7	—	7	—	—	—	4	19	5	2	—	3	1	—	2	1	—	1
16	—	1	14	9	2	8	—	—	—	—	—	2	1	3	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17	2	27	32	39	3	18	—	—	—	—	9	25	38	9	24	—	—	—	—	—	—	6	—	2	—	—	1	1	—	—	—	—
18	—	—	1	1	4	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19	—	2	17	6	3	1	—	—	—	—	1	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20	—	3	8	19	11	1	—	—	4	—	1	4	13	4	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21	—	11	16	22	—	2	—	—	—	—	2	1	3	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
22	—	4	3	4	4	2	1	4	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24	—	3	19	13	16	10	—	—	—	—	—	1	2	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25	—	12	5	6	6	5	—	—	—	—	22	35	43	57	42	—	24	—	—	—	—	2	4	1	3	—	2	5	—	—	1	—
26	—	—	4	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
27	—	12	21	23	12	19	6	—	—	—	11	10	3	3	9	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28	—	15	23	48	9	6	3	—	—	—	16	22	37	19	7	29	—	—	—	2	—	3	2	—	8	—	—	—	—	—	—	—
29	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Table II.

Combination Table showing the Correlation between Number of Fruits per Inflorescence and Number of Seeds per Locule for twenty individual Shrubs.

Shrub	0											1										2											3										4						5					6
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	2	3	4	5	6	8	2	3	4	5	6	6
11	—	12	30	26	48	40	20	—	—	—	—	11	22	18	30	28	18	—	—	—	—	—	1	2	3	9	3	4	—	—	—	—	—	—	1	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12	—	—	30	68	33	11	35	15	—	14	—	—	21	43	19	6	23	8	—	10	—	—	—	3	4	5	1	5	1	—	2	—	—	—	4	2	—	—	—	—	4	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
13	—	3	22	50	37	17	—	—	—	—	—	3	19	50	31	9		—	—	—		—	4	9	20	4	5	—	—	—	—	—	1	3	9	2	3	—	—	—	—	—	1	1	1	1	2	—	—	—	2	—	—	—
14	—	27	55	26	34	9	—	—	—	—	—	27	39	16	19	6	—	—	—	—	—	—	9	13	6	6	2	—	—	—	—	—	2	—	—	1	1	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	—	4	34	73	51	11	—	15	—	—	—	1	19	41	30	5	—	6	—	—	—	—	—	8	5	9	1	—	3	—	—	—	—	2	1	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16	—	9	42	44	35	21	—	14	—	—	—	6	37	24	22	10	—	9	—	—	—	—	2	6	3	4	3	—	1	—	—	—	1	2	1	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17	2	27	45	48	7	33	—	—	—	—	—	21	27	37	5	17	—	—	—	—	—	1	6	7	10	2	3	—	—	—	—	—	—	2	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
18	—	9	58	38	57	10	—	—	—	—	—	8	30	16	41	5	—	—	—	—	—	—	—	9	4	7	2	—	—	—	—	—	1	2	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19	—	27	85	36	8	12	—	—	—	—	—	25	57	21	5	6	—	—	—	—	—	—	1	9	2	1		—	—	—	—	—	—	2	1	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20	—	3	30	53	19	8	11	—	10	—	—	—	31	36	21	4	7	—	14	—	—	—	3	3	19	15	5	2	—	2	—	—	—	3	9	5	1	1	—	1	—	—	—	2	2	—	—	—	—	3	1	—	—	—
21	—	7	29	23	5	—	—	—	—	—	—	20	34	36	3	10	—	—	—	—	—	—	15	31	20	1	5		—	—	—	—	6	14	11	4	1	—	—	—	—	—	3	9	5	1	2	—	3	—	1	1	—	—
22	—	19	28	18	15	20	21	23	—	—	—	12	29	11	5	14	16	19	—	—	—	—	5	9	5	8	1	4	5	—	—	—	3	6	2	1	—	1	1	—	—	—	3	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—
23	—	30	53	45	23	9	—	—	—	—	—	19	39	32	17	7	—	—	—	—	—	—	4	8	4	5	2	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24	—	11	29	33	43	27	—	—	—	—	—	7	25	17	31	14	—	—	—	—	—	—	3	13	9	11	11	—	—	—	—	—	2	5	—	4	2	—	—	—	—	—	1	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
25	—	24	21	22	38	23	—	10	—	—	—	14	17	24	22	19	—	9	—	—	—	—	3	7	6	11	4	—	3	—	—	—	—	2	6	4	2	—	1	—	—	—	1	—	2	—	—	1	—	1	—	—	2	1
26	—	15	53	58	26	10	—	—	—	—	—	12	35	41	15	5	—	—	—	—	—	—	—	7	5	4	3	—	—	—	—	—	1	4	4	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
27	—	16	36	45	11	38	10	—	—	—	—	8	23	29	15	29	9	—	—	—	—	—	4	4	8	2	5	1	—	—	—	—	1	—	1	2	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
28	—	23	30	50	13	12	18	—	—	—	—	20	22	36	16	6	12		—	—	—	—	5	10	15	—	—	9	—	—	—	—	6	1	5	1	—	3	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
29	—	16	40	17	50	—	—	14	—	—	21	16	19	10	25	—	—	10	—	—	9	—	9	8	6	9	—	—	—	—	—	4	1	3	2	5	—	—	—	—	—	2	—	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
30	—	17	11	54	38	32	—	—	—	—	—	8	11	43	27	17	—	—	—	—	—	—	8	4	10	7	7	—	—	—	—	—	3	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Table III, 1906.
Number per Inflorescence.

Ovules per Locule.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Totals
4	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
5	—	—	8	7	5	1	—	1	—	—	—	—	22
6	—	50	106	105	87	29	16	10	1	—	—	—	408
7	—	137	245	261	195	102	19	19	6	1	—	4	995
8	1	296	817	709	537	281	122	87	15	20	—	10	2907
9	2	100	218	276	157	115	28	16	4	8	—	22	924
10	—	77	153	260	164	112	38	31	1	1	—	—	837
11	—	2	6	33	9	7	8	3	—	—	—	—	68
12	—	4	6	2	1	1	—	1	—	—	—	—	15
Totals	3	666	1560	1653	1155	648	231	168	27	30	—	36	6177

Table IV, 1908.
Number per Inflorescence.

Ovules per Locule.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Totals
4	17	23	40	16	—	—	—	—	—	96
5	49	58	42	21	5	2	—	—	—	177
6	700	618	475	263	105	55	19	—	19	2254
7	456	521	463	281	123	53	24	—	5	1926
8	1610	1682	1387	842	305	226	139	2	3	6196
9	216	194	219	125	38	17	16	3	—	828
10	135	120	133	126	54	9	15	12	—	604
11	6	—	3	6	1	—	—	1	—	17
12	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1
Totals	3189	3216	2763	1680	631	362	213	18	27	12099

Table, V, 1909.
Number per Inflorescence.

Ovules per Locule.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Totals
4	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	2
5	3	4	5	4	1	—	2	6	—	—	—	25
6	92	215	239	161	90	22	83	68	—	—	7	977
7	98	204	274	181	81	27	73	43	—	—	4	985
8	228	635	757	623	319	196	161	90	18	—	22	3049
9	46	115	180	115	75	35	27	9	7	—	—	609
10	66	131	173	104	60	46	8	2	2	—	—	592
11	—	4	1	—	—	1	—	—	—	—	—	6
12	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1
Totals	534	1308	1629	1188	627	327	354	219	27	—	33	6246

Table VI, 1906.
Number per Inflorescence.

Seeds per Locule.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Totals
0	2	299	761	827	591	343	115	91	10	14	—	21	3074
1	—	238	556	581	399	217	85	61	14	10	—	9	2170
2	1	82	170	164	120	63	25	13	2	2	—	4	646
3	—	29	54	60	37	17	6	2	1	4	—	2	212
4	—	14	15	16	7	5	—	1	—	—	—	—	58
5	—	4	4	5	1	2	—	—	—	—	—	—	16
6	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1
Totals	3	666	1560	1653	1155	648	231	168	27	30	—	36	6177

Table VII, 1908.
Number per Inflorescence.

Seeds per Locule.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Totals
0	1268	1371	1281	743	286	164	92	13	14	5232
1	1121	1157	984	596	218	118	69	2	10	4275
2	517	458	334	234	87	60	33	2	3	1728
3	181	163	111	80	28	16	13	—	—	592
4	66	47	40	18	8	4	6	1	—	190
5	27	13	9	8	4	—	—	—	—	61
6	5	5	4	—	—	—	—	—	—	14
7	3	2	—	1	—	—	—	—	—	6
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Totals	3189	3216	2763	1680	631	362	213	18	27	12099

Table VIII, 1909.
Number per Inflorescence.

Seeds per Locule.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Totals
0	253	635	826	561	301	140	143	87	12	—	18	2976
1	188	478	577	428	218	104	114	87	11	—	7	2212
2	67	134	158	131	82	56	59	34	3	—	6	730
3	16	47	52	40	21	20	28	9	1	—	2	236
4	7	11	10	23	5	5	5	2	—	—	—	68
5	3	2	5	3	—	—	5	—	—	—	—	18
6	—	1	1	2	—	2	—	—	—	—	—	6
Totals	534	1308	1629	1188	627	327	354	219	27	—	33	6246

Although neither o nor s seem to be very dependent upon the number of fruits borne on the inflorescence, it is conceivable that the proportion of the ovules which develop into seeds may show a somewhat more sensible dependence upon the number of fruits among which available plastic material must be divided. To determine this point we simply classify the fruits according to the number produced on their inflorescence, compute the total number of ovules formed and the total number which develop to maturity, and calculate the ratio of the number of ovules formed to the number of seeds developing. This is the coefficient of fecundity.[1])

Combining the collections for the three years to avoid the extreme irregularity due to low frequencies of the larger inflorescences, we have these results:

Number per Inflorescence	Total Ovules	Total Seeds	Coefficient of Fecundity
1	28126	3572	.1270
2	39713	4371	.1101
3	46254	4472	.0967
4	35848	3530	.0985
5	19174	1776	.0926
6	10822	1040	.0961
7	6243	712	.1140
8	3131	297	.0949
9	614	57	.0928
Totals	189923	19827	.1044

Fruits which occur alone, or with only one other, on an inflorescence seem to be slightly more fecund than those in concurrence with a number of others.

There is, therefore, a slight relationship between the number of fruits per inflorescence and the proportional number of seeds developing per locule, and of such a nature that as the number of fruits per inflorescence increases, the relative number of seeds developing decreases. Physiologists would probably have predicted this, but the intensity of the relationship is lower than would generally have been expected.

III. Position of pods inflorescence and fertility and fecundity.

The position of a fruit on the inflorescence axis might be considered of significance in determining the number of seeds which reach maturity.

Data for the correlation between the position of the pod on the inflorescence and the number of seeds developing per locule

[1]) See Biometrika. Vol. VII. 1910. p. 309—310.

for the twenty shrubs of the 1906 series are presented in the combination Table IX. Table 2 gives the constants.

For r_{ps} fifteen of the coefficients are negative in sign. Only two deviate more than $\pm$. 100 from 0, and the greatest is . 128. So far as the magnitude of the individual constants is concerned, there is little reason to suspect a correlation between p and s.

Table IX.

Combination Table showing the Correlation between the Position of the Fruit on the inflorescence and the number of Seeds per Locule for twenty individual Shrubs.

Shrub	0					1					2					3				4				5			6
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
11	73	65	34	4	—	60	43	20	4	—	14	5	2	1	—	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12	118	70	14	4	—	72	46	10	2	—	11	10	—	—	—	10	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—
13	60	52	15	2	—	68	33	9	2	—	27	11	3	1	—	14	4	—	—	4	1	—	1	1	1	—	—
14	77	60	14	—	—	60	39	8	—	—	21	10	5	—	—	3	1	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—
15	85	65	34	2	2	49	34	18	1	—	11	9	5	—	1	2	2	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
16	88	54	18	4	1	50	41	14	1	2	11	2	5	1	—	4	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17	92	57	13	—	—	68	29	10	—	—	16	10	3	—	—	3	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—
18	70	74	28	—	—	38	42	20	—	—	7	8	7	—	—	2	1	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—
19	88	61	17	2	—	45	50	18	1	—	8	2	3	—	—	2	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—
20	75	43	15	1	—	52	40	19	2	—	29	13	6	1	—	7	6	5	2	4	—	—	—	4	—	—	—
21	21	22	14	7	—	34	43	18	8	—	36	20	12	4	—	10	16	5	5	10	5	5	—	3	2	—	—
22	75	49	19	1	—	61	27	16	2	—	19	10	8	—	—	8	4	2	—	2	3	—	—	—	—	—	—
23	91	56	13	—	—	65	35	14	—	—	13	7	3	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24	78	44	18	3	—	53	27	12	2	—	30	12	5	—	—	9	1	3	—	1	—	1	1	—	—	—	—
25	60	44	30	4	—	48	39	16	2	—	16	12	4	2	—	7	5	3	—	3	1	—	—	1	1	1	1
26	78	48	27	7	2	58	33	13	3	1	8	7	2	2	—	4	5	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—
27	74	59	19	4	—	68	30	13	2	—	13	7	4	—	—	5	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—
28	86	46	10	4	—	64	36	8	4	—	25	12	2	—	—	9	5	1	1	2	—	—	—	—	—	—	—
29	77	52	24	5	—	51	23	12	3	—	22	11	3	—	—	6	4	2	1	—	3	1	—	—	—	—	—
30	67	55	28	2	—	45	43	17	1	—	18	12	6	—	—	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

And such a deviation as 5 plus to 15 minus from the expected 10 : 10 for signs is not very remarkable.

The average for the twenty constants is $-$. 0310 $\pm$. 0088, from which we see that the coefficient is only 3 . 89 times its probable error and hence hardly statistically trustworthy.

Comparing the average relationship between position and number of ovules per locule calculated for these same twenty individuals and published elsewhere, we find:

Position and Ovules, Mean $r = -$. 0733 $\pm$. 0177.
Position and Seeds, Mean $r = -$. 0310 $\pm$. 0088.
. 0423 $\pm$. 0197.

If any importance is to be attached to these constants, the number of ovules is more influenced by position on the inflorescence than the number of seeds developing. A priori, I would have expected the reverse, but we are treading entirely too near the

danger line of chance errors to attribute much biological significance to our results.

Approaching the same problem from another side, we examine the correlation constants for position and number of ovules failing to develop into seeds for the twenty individuals of the 1906 series. They appear in Table 2.

These constants for r_{pf} are equally divided between positive and negative. Only three deviate frome 0 more than —.100, and these only slightly. The average for the series is $-.0183 \pm .0109$. Obviously no significance whatever is to be attached to this value, and we must conclude that there is no evidence that the position of a fruit on its inflorescence has anything to do with the failure of ovules to develop into seeds.

Table 2.

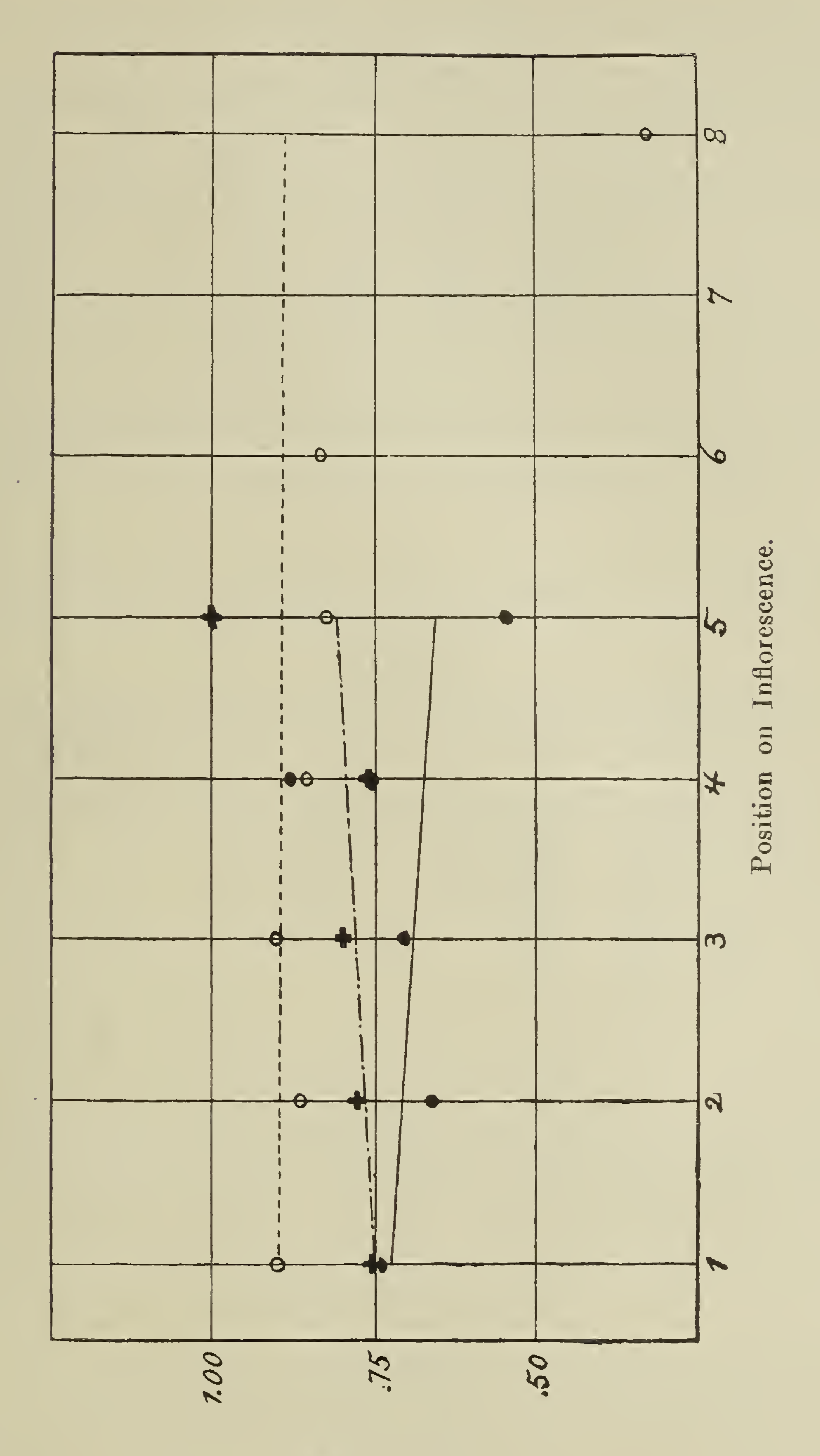
Shrub.	r_{ps} Position of Fruit and Number of Seeds.	r_{pf} Position of Fruit and Number of Ovules Failing.
11	—.084	.026
12	—.088	—.040
13	—.128	—.082
14	—.048	.041
15	—.006	.093
16	—.058	—.108
17	—.018	.013
18	.091	—.090
19	.064	.079
20	.063	—.165
21	—.097	—.000
22	.005	—.046
23	.018	.013
24	—.006	—.027
25	—.009	.026
26	—.070	—.092
27	—.126	—.146
28	—.025	.068
29	—.017	.036
30	—.079	.033

For r_{ps} for the three general samples, we have:

1906, Table X, $r = -.0148 \pm .0086$.
1908, Table XI, $r = -.0077 \pm .0061$.
1909, Table XII, $r = +.0128 \pm .0085$.

How slender these relationships really are, may be best seen by expressing them in terms of regression. We have for the three straight line equations for position and number of seeds:

1906, $s = .7426 - .0167\ p$.
1908, $s = .8866 - .0098\ p$.
1909, $s = .7384 + .0159\ p$.



Explanation.

Diagramm I. Decrease in Number of Seeds per Locule associated with more distal position of fruits on inflorescence. The dots, circles and crosses show the empirical means; the lines are graduations of the data from the straight line equations. Solid dots and line = 1906; circles and dotted line = 1908 crosses and dot and dash line = 1909.

The means for the more distal positions carry little weight because of the smallness of the number upon which they are based.

Table X, 1906.

Position:

Seeds per Locule.	1	2	3	4	5	Totals.
0	1533	1076	404	56	5	3074
1	1109	733	285	40	3	2170
2	355	190	88	12	1	646
3	115	60	28	9	—	212
4	33	16	7	2	—	58
5	11	4	1	—	—	16
6	—	—	—	1	—	1
Totals	3156	2079	813	120	9	6177

Table XI, 1908.

Position:

Seeds per Locule.	1	2	3	4	5	6	7	8	Totals.
0	2674	1815	633	88	15	5	—	2	5232
1	2254	1474	463	67	11	5	—	1	4275
2	913	574	209	26	5	1	—	—	1728
3	301	195	84	9	2	1	—	—	592
4	104	64	18	4	—	—	—	—	190
5	27	23	11	—	—	—	—	—	61
6	12	1	1	—	—	—	—	—	14
7	2	2	1	1	—	—	—	—	6
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	1	—	—	—	—	—	—	—	1
Totals	6288	4148	1420	195	33	12	—	3	12099

Table XII, 1909.

Position:

Seeds per Locule.	1	2	3	4	5	Totals.
0	1432	1141	361	42	—	2976
1	1042	854	275	38	3	2212
2	358	258	105	9	—	730
3	102	104	28	2	—	236
4	32	28	7	1	—	68
5	8	6	3	1	—	18
6	2	3	1	—	—	6
Totals	2976	2394	780	93	3	6246

Accordingly a difference of one node in the position of a fruit would be accompanied by no more change in the mean number of seeds than 1/100 to 2/100 seeds. This amount is so small that with no more than two thousand fruits, one cannot even be sure of the sign of the relationship. Diagram 1 shows by the slope of the lines and the plotted empirical means, how insignificant the correlation is.

The mean of the three regression coefficients is only —.0035 while for the regression of ovules on position as found in another place we have the average value —.0933. This result agrees with the conclusion drawn from the individuals of the 1906 collection, that the number of seeds developing is less dependent upon the position of the fruit on the inflorescence axis than is the number of ovules formed. I believe this result will be surprising to many botanists.

The same thing is made very clear by combining the three series of material and determining the coefficients of fecundity for the first five nodes of the inflorescences. We have:

Position on Inflorescence	Total Ovules	Total Seeds	Coefficient of Fecundity
1	97420	10224	.1049
2	66504	6817	.1025
3	23224	2469	.1063
4	3094	345	.1115
5	334	35	.1048

V. Summary and conclusions.

1. The foregoing pages contain the tabulated data and the results of analysis for three series comprising altogether over eight thousand fruits of *Staphylea trifolia*. The purpose of the work is to ascertain something concerning the internal factors influencing the development of the seed.

2. Much dogmatism prevails among biologists concerning the "explanation" of "fluctuating variability". It is frequently assumed that any variation polygon based upon "pure" material may be at once interpreted in terms of external environmental influences and internal differentiation.

3. Where an individual produces a series of organs which differ among themselves, it is generally assumed by biologists that differences in the vigor of individual branches or those due to "periodicity" will largely account for the "partial variability" observed. In some cases these factors probably have a considerable influence on the determination of the characters of the organs of an individual, but in the present material, the relative as well as the actual number of seeds developing seems to be very little

dependent upon either position on the inflorescence or number of fruits developing per inflorescence. There is a slight negative correlation for number of fruits and number of seeds developing, but position on the inflorescence seems to have no sensible influence on the capacity of the fruit for maturing its seeds.

4. The results set forth here, taken in connection with others to which reference has been made, show that fertility and fecundity are not always so easily influenced by the character of the inflorescence or by the position of the fruit on the inflorescence as might have been a priori expected. Only where we have large and diverse series of quantitative data for comparative study shall we be able to speak in general terms of the factors underlying the development of the ovules of an ovary into seeds.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Salvinia natans.

Von

Sigismund *Zawidzki*
aus Wongrowitz in Posen.

Mit 91 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Die älteren Autoren, die über *Salvinia natans* geschrieben haben, waren in der Beurteilung ihrer Morphologie sehr verschiedener Ansicht. Verstehen können wir ihre Irrtümer, wenn wir bedenken, daß man in jener Zeit bei der morphologischen Deutung der einzelnen Organe allein von fertigen Zuständen ausging oder sich nur wenig um ihre Entwicklungsgeschichte kümmerte; so mußte man natürlich hier und da zu falschen Schlüssen kommen. Bischoff (1828) nahm an, daß *Salvinia* wie andere Pflanzen im Besitze eines sich verästelnden Stengels sei, der auf der Oberseite zweizeilig gegenständige Blätter trage; unter diesen Luftblättern seien die Büschel der Wurzelfasern angeordnet, zwischen denen Früchte hingen.

Eine ähnliche Ansicht vertrat Schleiden in seinen Grundzügen der wissenschaftlichen Botanik.

Mettenius (1851, 1846) dagegen dachte sich die *Salvinia* sympodial aufgebaut. In jedem Knoten sollte die Hauptachse im Stiele des Fruchtastes ihr Ende finden, während die scheinbare Hauptachse durch einen Seitensproß fortgeführt werde, der zwischen den beiden Blättern entspringe. Doch finden wir bei ihm schon insofern einen Fortschritt, als er zeigte, daß „die Wurzelfasern sich wie eine Achse entwickeln“.

Hofmeister (1851, 1852) gibt zwar zu, daß die Wurzelfasern Zweige der Hauptachse seien, aber er weicht insofern von den Vorgängern ab, als er eine Gabelung des Stammes annimmt, die in jedem Knoten auftritt. Der eine Gabelast soll nach ihm die Wurzelfasern bilden, der andere die Hauptachse weiterführen.

Zuletzt ist hier noch die Ansicht Pringsheims (1895. S. 304) zu berücksichtigen, die sich im wesentlichen als richtig erwiesen hat; ich will sie mit seinen eigenen Worten anführen. Er sagt nämlich: „Die Zerlegung des Endes wachsender Sprosse von *Salvinia* zeigt nämlich, daß diese Pflanze ebenso wie andere Gefäßkryptogamen einen deutlichen und zwar sehr entwickelten und ununterbrochen fortwachsenden Vegetationskegel besitzt, welcher die Ursprungsstelle der jüngsten Blattanlagen weit überrage und sich weder in die Receptacula umwandelt noch sich gabelt."

Seit Pringsheims Untersuchungen, die sich nur auf den Stamm und die ersten Blattanlagen beziehen, sind die vegetativen Organe von *Salvinia* kaum untersucht. In jüngster Zeit ist eine Untersuchung von Miß Yasui (1910) über die *Salvinia* ausgeführt, allein ihre Abhandlung, die japanisch geschrieben ist, war mir nicht zugänglich. In der vorliegenden Mitteilung habe ich die Ergebnisse Pringsheims nachgeprüft, einiges berichtigt und die weitere vegetative Entwicklung der *Salvinia natans* bis zur Sporangienbildung verfolgt.

Technisches.

Salvinia natans findet sich in der Provinz Brandenburg zum Beispiel bei Oderberg in der alten Oder und bei Potsdam in der Havel. Die Pflanzen wurden im Herbst 1909 bei Oderberg gesammelt und ins Aquarium des Gewächshauses des Botanischen Institutes eingesetzt, wo die Sporen ihre Winterruhe durchmachten. Ende Februar bis Anfang März 1910 begann die Keimung, und es zeigten sich alsbald die bekannten Salvinia-Keimpflanzen. Dieses junge Material habe ich in der weiter unten angegebenen Weise fixiert. Fast für die ganze Untersuchung kam dieses junge Material zur Verwendung; so z. B. beim Studium der Stamm- und Blattentwicklung. Für die Sorusentwicklung wurde Material von alten Salviniapflanzen benutzt.

Für die Verwendung des jungen, selbst gezogenen Materials sprachen verschiedene Gründe. Gewöhnlich waren die verwendeten Keimpflanzen unverzweigt. Dieser Umstand erleichterte die Untersuchung insofern ganz bedeutend, als man in den Schnitten nur eine geringe Zahl von Organen traf, die man nicht leicht miteinander verwechseln konnte, während nach Ausbildung der Seitenäste die Seitenorgane nicht leicht zu unterscheiden sind. Besonders günstig erwies sich das junge Material für das Studium der Verzweigung der Wasserblätter. Bei jungen Pflanzen bleiben nämlich alle Wasserblattzipfel rein vegetativ. Sie dienen in erster Linie zur Ernährung der Pflanze und bringen sie über die ersten Entwicklungsstufen hinaus. Bei weiter ausgewachsenen Pflanzen stellen sich die Wasserblattzipfel zum Teil in den Dienst der Fortpflanzung; nur ein kleiner Teil bleibt vegetativ. Bei der makroskopischen Präparation und der Vorbereitung zum Einbetten in

Paraffin kann man leicht eine junge Sorusanlage mit einem Vegetationspunkte verwechseln. Die Mühe des Fixierens, Einbettens u. s. w. ist dann umsonst. Bei Benutzung von kleinen Keimpflanzen fallen alle Übelstände fort. Die Stellung der beiden ersten Luftblätter der Keimpflanze konnte mit Vorteil zur Orientierung der Schnittrichtungen dienen. Die Keimpflanzen wurden vor dem Abtöten derart präpariert, daß immer mindestens ein entwickelter Blattquirl übrig blieb. Als Fixierungsmittel wurde von mir Juelsche Flüssigkeit angewendet von folgender Zusammensetzung: 20 gr Zinkchlorid, 20 ccm Eisessig und 960 ccm 50 prozentiger Alkohol.

Diese Fixierungslösung erwies sich als sehr günstig; Membranen, Plasma, Kerne, Chromatin der Kerne, besonders bei der Sorusentwicklung, waren sehr schön erhalten. Da sowohl Achsen, wie alle anderen Teile große luftreiche Intercellularen aufweisen, die dem Eindringen der Fixierungslösung bedeutenden Widerstand leisten, obendrein manche Teile mit Haaren besetzt sind, die die Flächen schwer benetzbar machen, so mußte jedesmal die Luft bei der Fixierung sorgfältig ausgepumpt werden. Bei den jungen zarten Pflanzen genügte eine Fixierungsdauer von 3—4 Stunden, dagegen mußten die ausgewachsenen Salviniapflanzen, die im Freien gesammelt waren, mindestens 12 Stunden in der Lösung gelassen werden. Das fixierte Material wurde mehrmals mit 50 prozentigem Alkohol ausgewaschen und dann in die höheren Alkoholstufen (in 60, 70, 90, 96—100 prozentigem Alkohol) in Abständen von 2 Stunden übergeführt. Der absolute Alkohol wurde dreimal gewechselt. Durch Zusatz von Eosin zum Alkohol absolutus färbte ich die Objekte vor. Die Überführung vom Alkohol in Paraffin vom Schmelzpunkt 52° geschah in der üblichen Weise unter Einschaltung von 4 Xylolstufen. Im geschmolzenen Paraffin lagen die jungen Pflanzen ca. 3 Tage, ältere mit Sori 3 bis 4 Wochen. Nach genügender Durchtränkung mit Paraffin wurden die einzelnen Objekte eingebettet und mit dem Mikrotom geschnitten. Als die günstigste Schnittdicke erwies sich 15 μ, bei sehr alten Luftblättern 20—25 μ. Mit Wasser und einer Spur von Eiweiß wurden die Mikrotomschnitte auf Objektträger aufgeklebt, über der Gasflamme gestreckt und im Wärmeschranke getrocknet. Gefärbt wurden die Schnitte mit Haematoxylin-Eisenalaun nach Heidenhain, wobei ich die besten Färbungen in folgender Weise erhielt: Es betrug die Zeit der Beizung in 3 prozentigem Eisenalaun 5 Minuten, der Färbung mit Haematoxylin 5 Minuten, die hierauf erfolgte Differenzierung in 3 prozentigem Eisenalaun dauerte ungefähr 4 Minuten. Um die Zellmembranen besser sichtbar zu machen, wurde eine Nachfärbung mit Eosin-Nelkenöl bis zu 3 Minuten vorgenommen. Nach Auswaschung des Nelkenöles mit Xylol wurden die Präparate in der bekannten Weise in Canadabalsam eingebettet. Andere Färbezeiten wurden von mir ebenfalls probiert, doch als die günstigsten erwiesen sich die oben erwähnten.

Die Figuren wurden mit dem Zeichenapparate nach Abbe entworfen. Die Vergrößerungen sind bei jeder Figur angegeben.

Erster Teil.

Entwicklung der Achse.

1. Scheitelwachstum und Segmentierung.

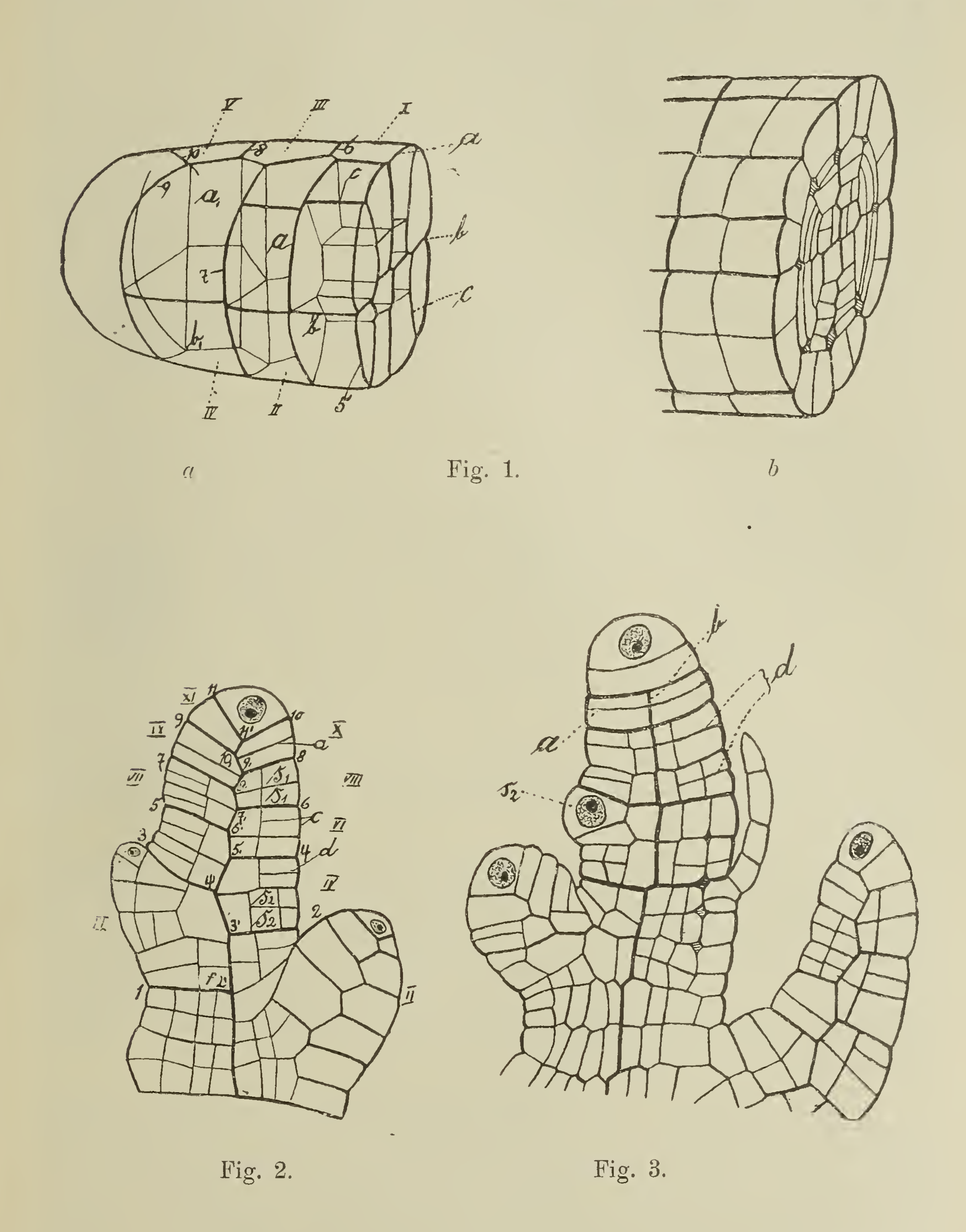
Um die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Organe von *Salvinia natans* und hiermit auch ihren morphologischen Wert feststellen zu können, muß man sie bis auf ihre ersten Anfänge zurückverfolgen. Deshalb ist es notwendig, daß wir zuerst im folgenden uns mit dem Wachstum und den Vorgängen am Stammscheitel vertraut machen.

Der Vegetationskegel der *Salvinia natans* hat annähernd die Gestalt eines am oberen Ende ein wenig abgestutzten Zuckerhutes. Man vergleiche Figur 1, Figur 2 und Figur 3. Er wächst mit einer großen, zweischneidigen Scheitelzelle, deren Schneide bei normaler Lage der Pflanze vertikal steht. Veranschaulicht finden wir diese Scheitelzelle in Figur 1, *a*; wo die Linie *a′ b′* die Schneide des Keiles und die Wände 9 und 10 seine Seitenflächen vorstellen sollen.[1]) Sie ist mit sehr dichtem Protoplasma gefüllt (Fig. 4) und besitzt einen großen Kern, der sich schon auf den ersten Blick durch seine Größe von den Kernen des Gewebes unterscheidet. Sehr schön bringt diesen Unterschied die Haematoxylinfärbung zum Ausdruck, alle Kerne des Gewebes sind noch vollständig schwarz, wenn bei der Differenzierung die Kerne der Scheitelzellen schon deutlich die Struktur des Chromatins und den Nukleolus zeigen. Aus der Scheitelzelle entstehen durch ebene Wände, die abwechselnd parallel den beiden Seitenflächen des Keiles (9 und 10, Fig. 1, *a*) in die Scheitelzelle eingeschaltet werden, neue Segmente. Hat die Scheitelzelle auf der einen Seite ein Segment abgeschnitten, so wächst sie zu ihrem früheren Volumen heran und wiederholt das gleiche Spiel auf der andern Seite. Auf einem horizontalen Längsschnitt (Fig. 2), der parallel zur Wasserfläche — die Pflanze schwimmend gedacht — und senkrecht zur Schneide der Scheitelzelle orientiert ist, sind die vom Scheitel im Laufe einer gewissen Zeit abgeschnittenen Segmente ziemlich weit zurückzuverfolgen (Ansicht von der Rückenfläche nach Pringsheim. 1895. S. 306). In Figur 2 ist das jüngste, zuletzt von der Scheitelzelle abgeschnittene Segment das Segment XI. Vor der Bildung dieses Segmentes war die Scheitelzelle von den Wänden 9, 10′, 10 begrenzt. Bei der Bildung des XI. Segmentes wurde die Wand 11, 11′ nahezu parallel dem Wandstück 9, 10′ der damaligen Scheitelzelle eingeschaltet. Die Wand 10, 10′ erfuhr durch den Ansatz der Wand 11, 11′ längs einer Linie, die im Schnitt durch den Punkt 11′ dargestellt

---

[1]) Es sollen die Segmentwände mit arabischen Ziffern und die Segmente selbst mit römischen in allen Figuren bezeichnet werden.

ist, eine Knickung, die anfangs klein war und später den aus der Figur zu entnehmenden Betrag erreichte. Die Wand 9 10′ erhielt allmählich, da das Segment zwischen den Wänden 9 10′ und 11 11, außen stärker wuchs als innen, eine mit der Zeit steigende Neigung



a Fig. 1. *b*

Fig. 2. Fig. 3.

gegen die Sproßmediane. Vielleicht wird es gut sein, dieselben Verhältnisse auch noch bei den weiter rückwärts gelegenen Segmenten zu verfolgen. Das vorletzte Segment X verdankt seinen Ursprung einer Scheitelzelle, die von den Wänden 8, 9′, 10′ 9 begrenzt war; bei seiner Bildung ist eine Wand 10′, 11′, 10 auf-

getreten, wodurch die Scheitelzelle in Segment X und die um den Betrag des Segmentes X verkleinerte Scheitelzelle zerfiel. Die Knickung der Wand 9 9′ ist so verstärkt, daß das Wandstück 10′ 9′ nicht mehr sehr bedeutend von der Medianebene der Achse abweicht. Die Knickung nimmt an den älteren Segmenten immerfort zu, bis der Knickungswinkel den Betrag von rund 90° erreicht hat, d. h. bis die Wandstücke 11′ 10′, 10′ 9′ u. s. w. bis 3′ 2′ der Figur 2 die Medianebene erreicht haben. Die Achse zeigt also im Horizontalschnitte in der Nähe des Scheitels eine Zickzacklinie, den Schnitt einer Zickzackfläche, die mit der Entfernung vom Scheitel immer mehr ausgereckt wird, d. h. immer mehr in eine Ebene übergeht. Die ursprünglich vorhandene und dann wieder verlorengegangene Parallellage der Wandstücke 10 11′ und 8 9′ vom Segment X, Figur 2, und der ihnen in den anderen Segmenten entsprechenden stellt sich allmählich wieder her und bleibt dauernd erhalten. Offenbar wachsen die Medianseiten der Segmente, wenn diese eine gewisse Entfernung vom Scheitel erreicht haben, stärker als die Außenseiten, und zwar so lange, bis die eben erwähnte Parallellage der vorderen und hinteren Segment-Grenzfläche erreicht ist. Zwei aufeinander folgende Segmente, z. B. die Segmente V und VI (Fig. 2), liegen nicht in gleicher Höhe, da sie zu verschiedenen Zeiten von der zweischneidigen Scheitelzelle gebildet wurden; gewöhnlich überragt das eine Segment das andere um die halbe Segmentlänge, wie Segment VI und VII (Fig. 2). Daher gehören die beiden Achsenhälften, die im Querschnitt (Fig. 5) zu beiden Seiten der im Schnitt als Wand *m* erscheinenden Zickzackfläche gelegen sind, zwei verschieden alten Segmenten an. Was die Form der einzelnen Segmente betrifft, so können wir aus dem Längs- und Querschnitte (Fig. 3, Fig. 5) schließen, daß sie in etwas älterem Zustande annähernd halbkreisförmige Scheiben bilden. In Figur 1, *a* sind sie körperlich dargestellt.

Die Rücken- und die Bauchansicht sind, wie leicht einzusehen, Spiegelbilder voneinander. Vertikale Längsschnitte (Fig. 3) ergänzen in erwünschter Weise die Vorstellung. Auf ihnen (Fig. 3) sehen wir eine der beiden Segmentreihen, entweder die Segmente I, III, V . . . . . IX oder, II, IV . . . . X. Die Segmentgrenzen erscheinen als schwachgekrümmte Bögen, deren konvexe Seiten dem Scheitel abgewandt sind.

Fassen wir also mit Pringsheim (1895. S. 310) das bisher Gesagte zusammen, so sehen wir infolge der nach zwei Richtungen abwechselnden Teilungen der Scheitelzelle den zylindrischen Stengel von *Salvinia* von zwei Reihen von Segmenten gebildet, deren Trennungsebene nach beendetem Wachstum der Segmente — welche nun halbkreisförmige Scheiben geworden sind — mit der Mittelebene der Achse zusammenfällt, so daß also die eine Reihe der Segmente seine ganze rechte, die andere seine ganze linke Hälfte aufbaut.

2. Zerlegung der Segmente in Zellen.

Dieser Teil meiner Darlegung soll schildern, in welcher Weise sich die Teilungen innerhalb der Segmente vollziehen. Kaum haben sich die jungen Segmente etwas gestreckt, so tritt auch schon in ihnen die erste Wandbildung auf. Jedes Segment (Segment X, Fig. 2) wird parallel den Segmentwänden durch eine Wand *a*, die ich Mittelsegmentwand nennen will, und die annähernd einer Hauptsegmentwand der Gegenseite gegenübersteht, in einen vorderen und einen hinteren Teil zerlegt. An der Hand der körperlichen Figur 1, *a* sieht man leicht ein, daß sowohl der vertikale wie der horizontale Längsschnitt uns diese Wand zeigen muß, in Segment II (Fig. 1, *a*) bildet die Mittelsegmentebene (*a*) einen Halbkreis. In dem zweitjüngsten Segmente (Fig. 3) erkennen wir in der Linie *a* die eben geschilderte Mittelsegmentwand wieder. Dagegen auf einem Querschnitte durch die Achse ist diese Mittelsegmentwand nicht zu sehen, da sie in die Ebene des Schnittes fällt.

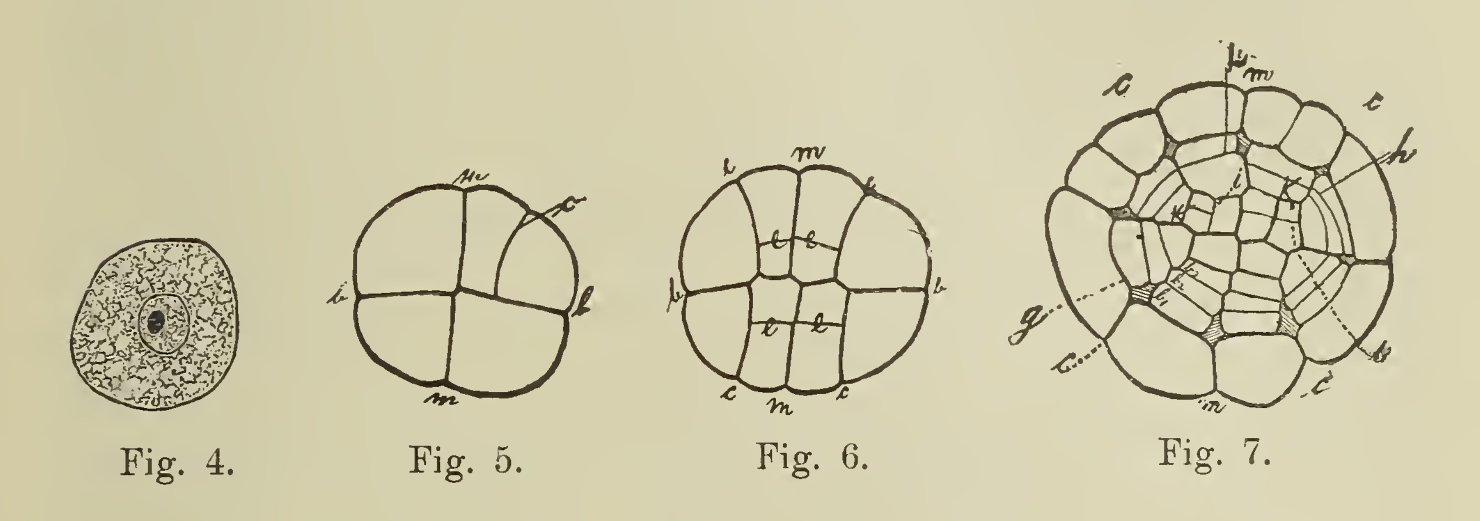


Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7.

Fast gleichzeitig mit der Bildung der Mittelsegmentwand tritt in jeder Segmenthälfte eine horizontale Halbierungswand (*b*, Fig. 1) auf, die senkrecht zur Mittel- und Hauptsegmentwand verläuft. Durch diesen Teilungsschritt ist jede der beiden Segmenthälften in eine rücken- und bauchständige Zelle zerlegt worden, die Zahl der Zellen im Segment beträgt jetzt 4. Diese neue Wand stellt sich in der Seitenansicht (Fig. 3) als Linie *b* dar und soll den Namen Horizontalwand führen, auf der vorigen Teilungsebene *a* (Fig. 3) steht sie senkrecht. Die Rückenansicht des Vegetationspunktes vermag uns, wie dies ohne weiteres aus Figur 1 hervorgeht, die Horizontalwand nicht zu zeigen, dagegen der Querschnitt. Hier (Fig. 6) steht die Horizontalwand (*b*) auf der medianen (*m*) senkrecht. Der Querschnitt setzt sich aus vier Zellen zusammen.

Die nächste Teilung im Segment, die aus den vier Zellen acht liefert, vollziehen Wände (*cc*), Figur 1. Im horizontalen Längsschnitt (Segment VI, Fig. 2) erscheint diese Fläche als eine gerade Linie *c*. Über ihren wahren Verlauf orientiert uns aber der Querschnitt Figur 6, wo nämlich die neuen Wände bogenförmig verlaufen, indem sie ihre konvexe Seite der Mittelebene zuwenden. Den Anfang dieser Teilung stellt der Querschnitt Figur 5 dar, wo erst das eine Viertelsegment die Bogenwand *c* ausgebildet hat.

Gleichzeitig tritt eine Verzerrung der einzelnen Wände auf, da die Bogenwände (*c*, Fig. 6) nicht genau aufeinandertreffen.

Von diesen zuletzt gebildeten Achtelsegmenten (Segment II, Fig. 1) bezeichnet Pringsheim (1895. S. 312) die vier der Mittelebene anliegenden Zellen als Rücken- und Bauchzellen, die vier seitwärts von der Bogenwand (*c*, Fig. 6) befindlichen Zellen dagegen als primäre Seitenzellen der Rücken- und Bauchfläche; ich werde die von Pringsheim als Rücken- und Bauchzellen bezeichneten, im Gegensatz zu den durch weitere Teilungen entstandenen, als primäre Bauch- und Rückenzellen bezeichnen.

Allein es bleibt nicht bei einer Halbierung der Segmente durch die Mittelsegmentwände (Fig. 2), sondern die primären Seitenzellen (s_1 s_1, Fig. 2) werden parallel zu den Segment- und Mittelsegmentwänden durch Wände *d*, die ich als Nebensegmentwände bezeichnen will, in sekundäre Seitenzellen der Rücken- und Bauchfläche (s_2 s_2, Segment IV, Fig. 2) zerlegt. Der vertikale Längsschnitt, Figur 3) zeigt diese Nebensegmentwände als Wände *d*.

Die weitere Entwicklung des Stammes läßt sich am besten auf Querschnitten verfolgen. Im zentralen Teil der Achse werden die Rücken- wie Bauchzellen durch perikline Wände (*e*, Fig. 6) in einen zentralen und peripheren Teil zerlegt. Durch diesen Teilungsschritt ist die Zahl der Zellen eines Segmentes auf 24 angewachsen. Zuerst erscheint es, als ob nur allein die primären Seitenzellen eine Teilung durch die Nebensegmentwände erführen, welcher Ansicht auch Pringsheim war. Allein wir finden auch die Rücken- und Bauchzellen in sekundäre zerlegt. Im hinteren Teile des Segmentes III, Fig. 2, wird die Rückenzelle durch Wand *f* in die sekundären Rückenzellen geteilt. In diesem Stadium der Entwicklung werden die Initialen der jungen Blätter angelegt, indem bestimmte Zellen des Gewebes zu Scheitelzellen werden; doch hiervon werde ich ausführlicher an einer anderen Stelle zu sprechen haben.

Nun erst schreitet der Stamm zur Bildung der Epidermis. In den sekundären Rücken-, Bauch- wie Seitenzellen treten perikline Wände (*g*, Fig. 7) auf, die eine Sonderung der peripheren Zellen in einen äußeren und einen mittleren Hohlzylinder zur Folge haben. Charakteristisch ist für die drei nun vorhandenen Bezirke, daß der äußere, die spätere Epidermis, nur antikline Wände, der mittlere in der Regel nur perikline und der zentrale, der das Leitbündel liefert, sowohl antikline wie perikline Wände ausbildet.

An den acht Punkten, wo die inneren Begrenzungswände (*g*) der späteren Epidermis mit der Mittelebene (*m*), der Horizontalwand (*b*) und den bogenförmig verlaufenden Wänden (*c*) zusammentreffen (Fig. 7), kommt es zur Bildung kleiner Interzellularen. Diese sind im Querschnitt viereckig und werden dadurch, daß nach perikliner Teilung der mittleren Zellen (durch die Wände *g*, *h*) sich die Wände *c* in zentripetaler Richtung aufspalten (Fig. 7, 8, 9) vergrößert. Die Folge ist, daß die periklinen Wände (*h*), die sich in einiger Entfernung vom ursprünglichen Interzellularraum an die radialen Wände ansetzten, jetzt direkt an die Wand des Inter-

zellularraumes stoßen (Fig. 8, 9). Im Längsschnitt treten diese Interzellularen (Fig. 3) an den Haupt-, Neben- und Mittelsegmentwänden auf.

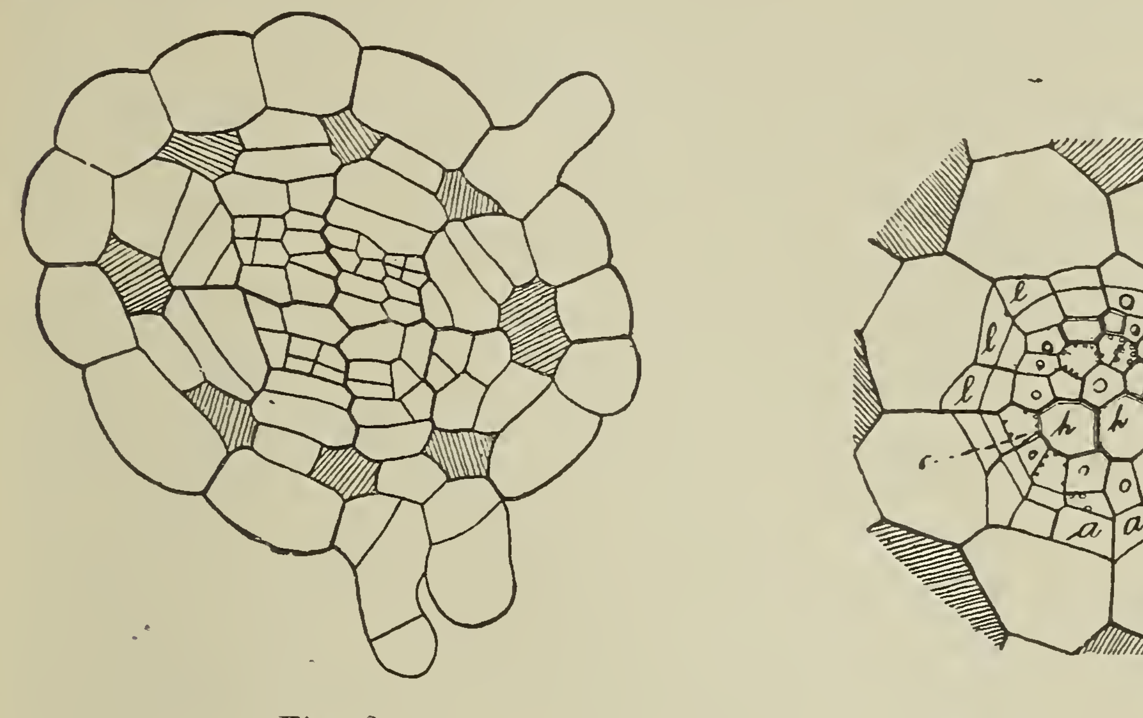


Fig. 8. Fig. 10.

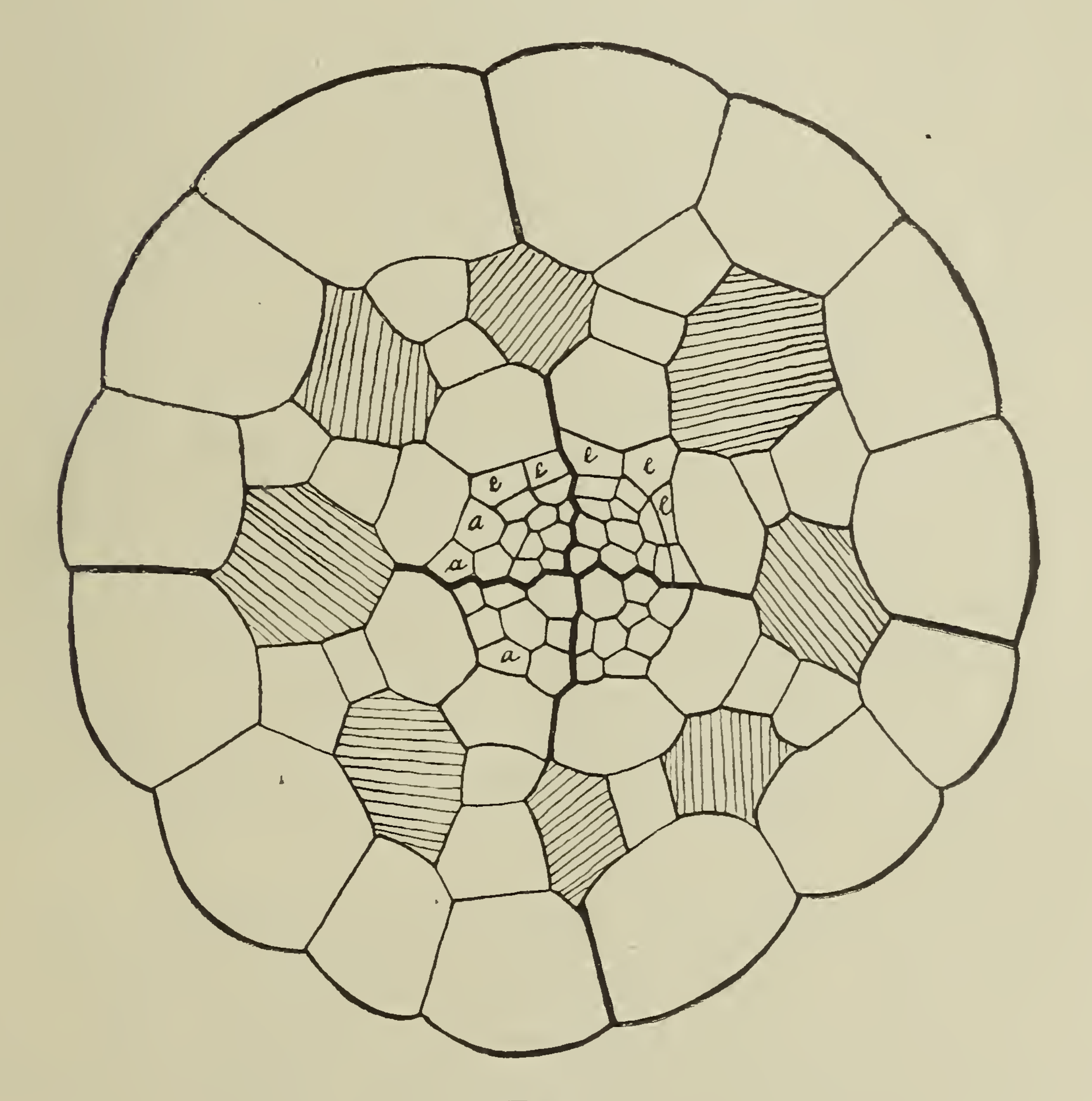


Fig. 9.

Der Tätigkeit des mittleren Zellkomplexes verdanken wir acht Reihen von Zellen (b_1, b_2, b_3, Fig. 7), die ich Radien nennen werde; das Wachstum dieser Radien erfolgt für gewöhnlich durch

perikline Teilung der in jeder Reihe dem zentralen Komplexe am nächsten gelegenen Zelle, wodurch die Lufträume immer mehr vergrößert werden (Fig. 8). Hand in Hand mit der Verlängerung der Radien gehen antikline Teilungen in der Epidermis. Die Zahl ihrer Zellen, die anfangs acht auf den Querschnitt durch die Achse betrug, wächst bedeutend (Fig. 8, 9). Die Verlängerung der Radien ist so ausgiebig, daß im entwickelten Zustande der Achse auf Querschnitten der zentrale Teil wie die Radien gegenüber den großen Interzellularen verschwindend klein sind.

Der erste Schritt zur Bildung eines inneren Zellkomplexes geschah durch die Wände *e* (Fig. 6), durch die von den Rücken- und Bauchzellen die vier zentralen Zellen getrennt wurden. Diese vier ziemlich großen Zellen zerfallen durch abwechselnd antikline und perikline Wände in eine Anzahl von kleinen. In Figur 7 ist die linke der beiden oberen zentralen Zellen zuerst durch Bildung einer antiklinen *i* halbiert worden, dann ist die linke der beiden neu entstandenen Zellen durch eine perikline *k* zerlegt worden; auf der rechten Seite ist in der zentralen Zelle zuerst die perikline *i*, dann sind die antiklinen *k* aufgetreten. Nach diesem Teilungsmodus, abwechselnd periklin und antiklin, werden diese zentralen Zellen zerlegt; einen Fortschritt in dieser Hinsicht stellt uns Figur 8 dar. Der äußerste Zellring (Fig. 9, *a*) in diesem zentralen Zellkomplexe teilt sich zuletzt durch perikline Wände in zwei, wovon der äußerste Ring zur Endodermis (*e e*) ausgebildet wird. Schließlich kommt ein ziemlich unregelmäßiges Bild zustande, allein in Figuren 9 und 10 war es mir noch möglich, die Mittelebene (*m*) und die Horizontalwand (*b*) wiederzufinden. Der Leitbündelstrang ist bei *Salvinia natans* wie bei anderen Wasserpflanzen stark reduziert. Das Hadrom, welches nur aus Tracheiden (*h*, Fig. 10) mit ring- und schraubenförmigen Verdickungen besteht, stellt ein „etwas sichelförmig gebogenes Hydromband" dar (Potonié. 1887. S. 22; de Janczewski. 1881). Die übrigen Bestandteile des Mestoms sind parenchymatische Elemente (die zur besseren Erkennung in Figur 10 mit Kernen gezeichnet wurden) und Siebröhren, die zwischen dem Parenchym, den Tracheiden und der Endodermis regellos eingestreut sind. Bald zeigen sich die bekannten Stellen der Endodermis verkorkt. Sie dienen im Verein mit den angrenzenden basalen Teilen der Radien, die durch stark verdickte Membranen sich auszeichnen, offenbar zum Schutze des Bündels (Potonié. 1887. S. 23).

Diese an Querschnitten geschilderten Verhältnisse will ich durch einen kurzen Hinweis auf einen vertikalen Längsschnitt ergänzen (Fig. 11). Hierbei würde dem Querschnitt Figur 7 die Stelle J_1 des Längsschnittes entsprechen, orientiert wäre dieser Längsschnitt zum Querschnitt (Fig. 7) derart, daß zwei übereinander an der Medianen gelegene Radien getroffen wären, während der Interzellularraum nicht geschnitten ist. Von außen nach innen fortschreitend, entsprechen dann die Zellen in Figur 11 der Epidermis, dann den zwei bis drei Radienzellen; im zentralen Teil finden wir etwa schon eine Teilung durchgeführt.

Der Achsenteil J_2, der in gleicher Weise wie J_1 orientiert ist, entspräche dem Querschnitt Figur 8. Deutlich sehen wir hier

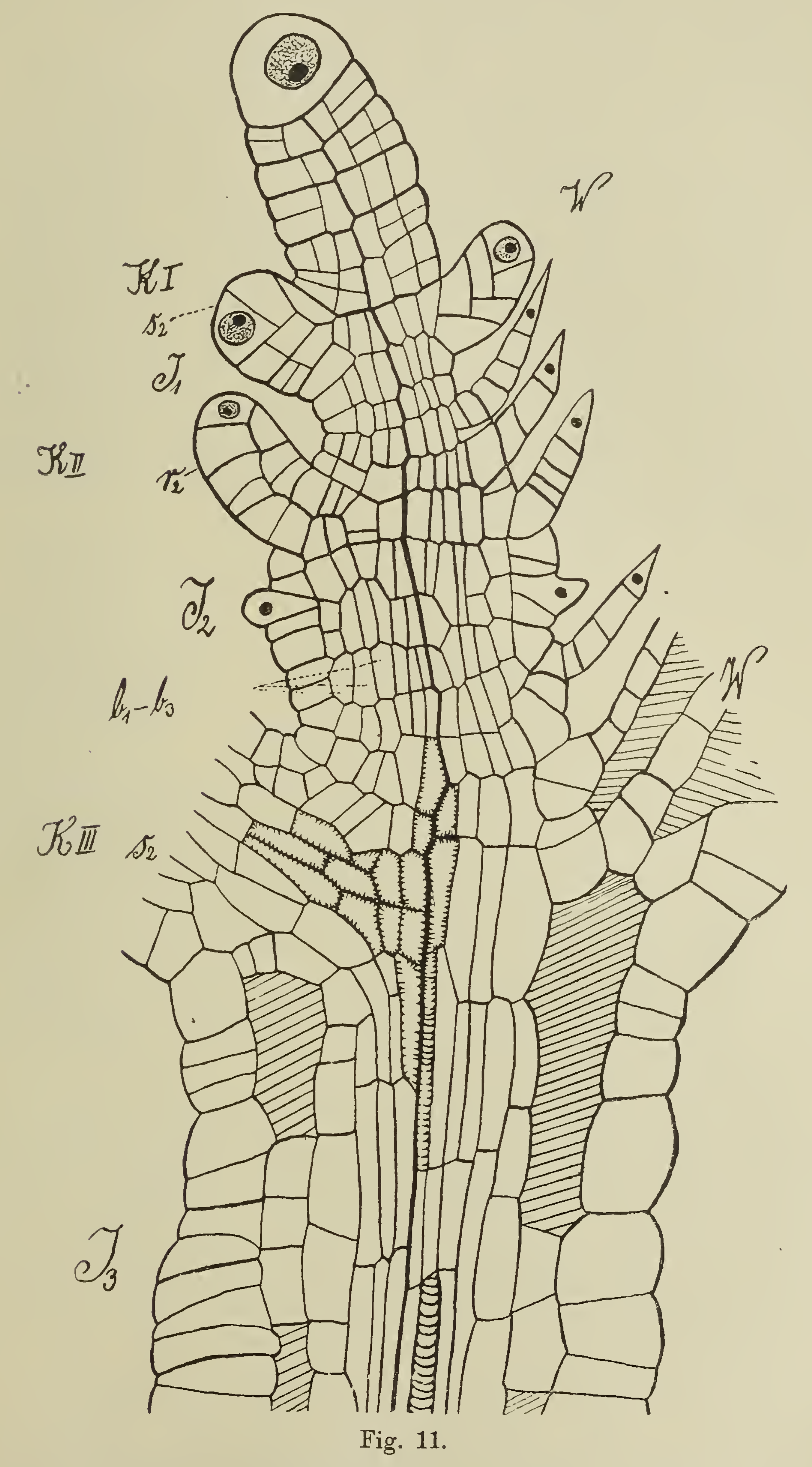


Fig. 11.

(Fig. 11, J_2) schon die drei Radienzellen b_1, b_2, b_3 und im zentralen Teile auch schon zwei bis drei Zellen ausgebildet. Zwei Zellen

rückwärts bemerken wir im zentralen Teile das Auftreten der ersten Tracheiden mit den Anfängen der Wandverdickung. Schließlich wollen wir den Stengelteil J_3 und den Querschnitt in Figur 9, der ungefähr in seiner Größe dem Längsschnitte entspräche, unserer Betrachtung unterziehen. Was die Orientierung anbetrifft, so schneidet dieser Längsschnitt die großen Interzellularen. Im zentralen Teil (Fig. 11) sind etwa 8—10 Zellen ausgebildet, die ungefähr dem Querschnitte Figur 9 entsprechen, die äußersten Zellen *b* des zentralen Teiles (Fig. 11) sind die basalen Radienzellen *b* der Figur 9. In Figur 11 stellt K_1 den jüngsten Knoten dar, J_1 das erste Internodium; J_2 das zweite Internodium hat schon eine kleine Streckung erfahren. Die Epidermis hat antikline Wände eingeschoben, der zentrale Teil dagegen streckte seine Elemente in der Längsrichtung der Achse. Je weiter wir uns von der Scheitelzelle entfernen, desto größer werden die einzelnen Internodien und desto größer auch der Unterschied zwischen zwei aufeinanderfolgenden Internodien. J_3 ist mindestens doppelt so groß als J_2. Erst in den Achsenteilen, die erwachsen sind, gleichen sich die Differenzen wieder aus.

Zweiter Teil.

Entwicklung der Blätter.

Erste Anlage der Blätter (Luft- und Wasserblätter).

Die wagerecht im Wasser schwimmende Achse der *Salvinia* trägt zwei Arten von Blättern in dreizähligen alternierenden Quirlen. Jeder Quirl besteht aus zwei rückenständigen Luftblättern und einem bauchständigen Wasserblatt, das ins Wasser herabhängt und von den früheren Autoren bald als Wurzelbüschel, bald als Fruchtast, bald als metamorphosierte Zweigspitze angesehen wird. Im ganzen sind also vier Reihen dorsaler Luftblätter, nämlich zwei Reihen medianer, zwei Reihen lateraler und zwei Reihen ventraler Wasserblätter vorhanden.

Sobald in die Achsen-Segmente die Wände *f* eingeschaltet sind, schreiten bestimmte von den dadurch gebildeten sekundären Rücken-, Bauch- und Seitenzellen zur Anlage der Initialen für die jungen Blätter. Die Kerne der betreffenden Zellen (Fig. 14, Segment III und IV), die zu neuen Scheitelzellen werden sollen, zeichnen sich durch ihre Größe und bei Anwendung von Haematoxylin als Farbstoff durch scharf differenziertes netziges Chromatin und deutlichen Nukleolus vor den übrigen Zellen aus. Die hinter der Mittelsegmentwand (Fig. 14, *a*) gelegene Rückenzelle r_2 und im gegenüberliegenden Segment III die sekundäre Seitenzelle der Rückenseite (s_2) sind die Initialen für die jungen Blattanlagen. Hierbei bildet sich Zelle r_2 zur Scheitelzelle des medianen und s_2 zur Scheitelzelle des lateralen Luftblattes aus. Die Seitenansicht

des Vegetationspunktes (Fig. 3) zeigt uns ebenfalls die sekundäre Seitenzelle der Rückenfläche (s_2) als die Bildungsstätte des lateralen Blattes. Dieses gibt auch Pringsheim (1895. S. 315) für die

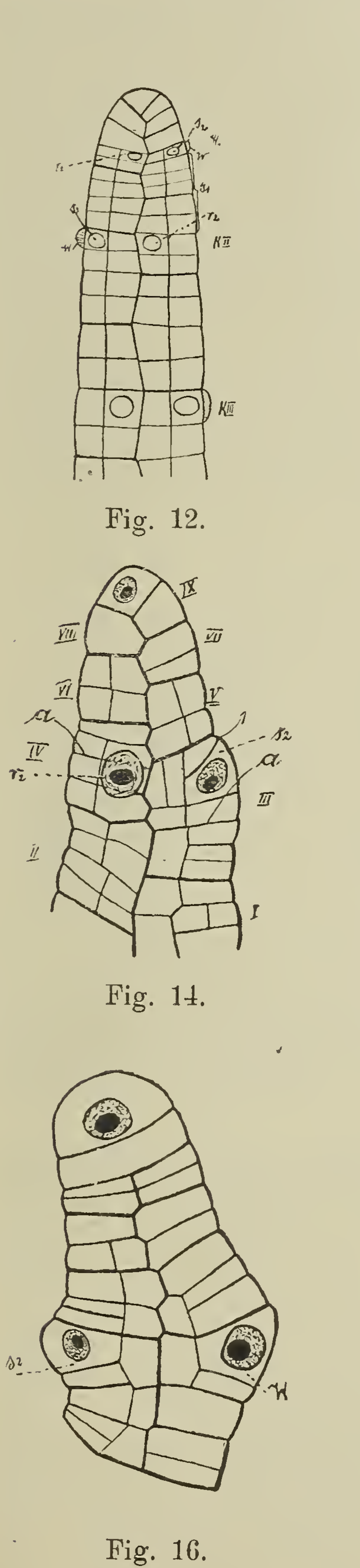


Fig. 12.

Fig. 14.

Fig. 16.

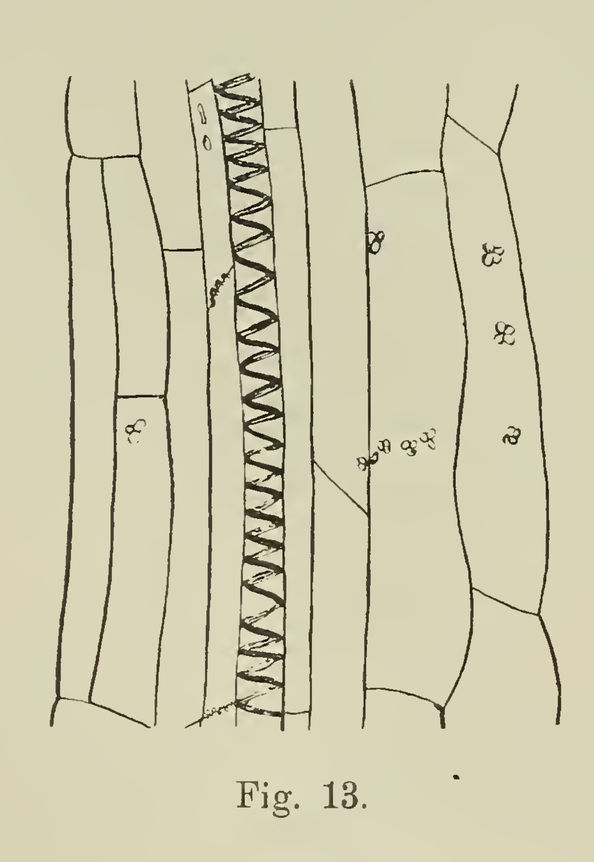


Fig. 13.

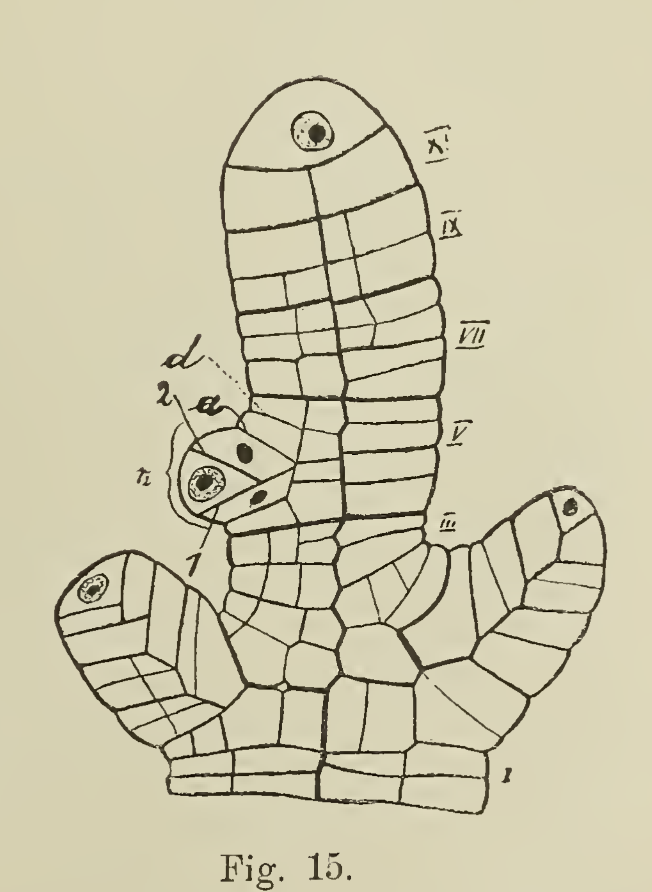


Fig. 15.

lateralen Blätter an, dagegen bei der Bildung der medianen und ventralen Wasserblätter ist er der Ansicht, daß letztere aus einer

ganzen primären Seitenzelle der Bauchseite, erstere aus einer ganzen primären Rückenzelle der Rückenfläche hervorgingen.

Allein es zeigt sich, daß seine Ansicht irrig ist und daß auch hier die Verhältnisse ebenso liegen wie bei den lateralen Luftblättern. Schon auf der Rückenansicht (Fig. 14) sahen wir das mediane Blatt aus der sekundären Rückenzelle (r_2) hervorgehen, aber noch viel besser tritt dies auf dem etwas seitlich von der Medianen geführten Längsschnitt (Fig. 15) zutage. Segment V (Fig. 15) ist durch die uns bekannten Wände *a* und *d* in vier sekundäre Rückenzellen zerlegt worden, und die hinter der Mittelsegmentwand — d. h. an der dem Scheitel abgewendeten Seite — gelegene sekundäre Rückenzelle liefert das mediane Luftblatt (r_2).

Daß auch das Wasserblatt nur aus einer sekundären Seitenzelle der Bauchfläche hervorgeht, zeigt ohne jeden Zweifel Figur 16, wo außer dem Wasserblatt (*W*) das über diesem befindliche laterale Luftblatt (s_2) getroffen ist. Es hat auch hier das Segment (Fig. 16)

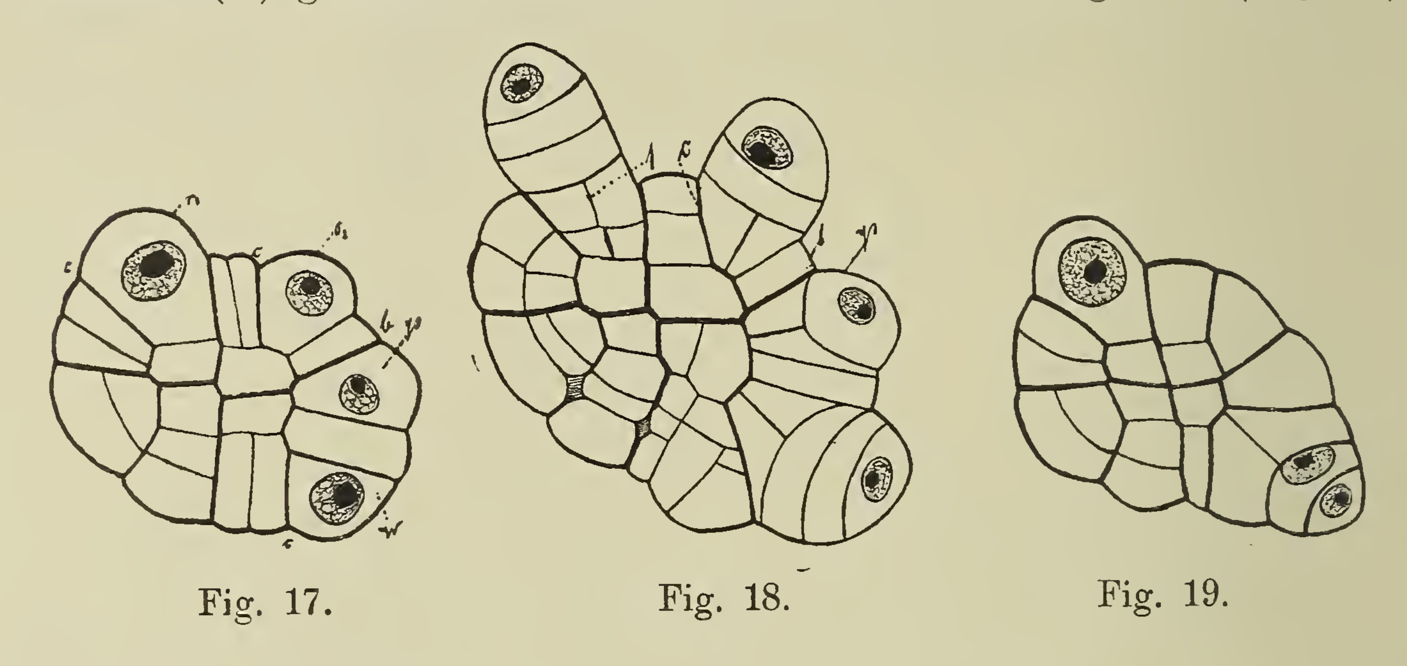


Fig. 17. Fig. 18. Fig. 19.

zuerst oben und unten die vier Seitenzellen gebildet. Erst dann ist die vorderste von ihnen zur Wasserblattinitialen (*W* auf der Achsenunterseite) und zur Initialen des lateralen Luftblattes (auf der Achsenoberseite) geworden.

Über die Verteilung dieser Blattanlagen am Stengelumfang soll uns der Querschnitt (Fig. 17) durch einen Knoten orientieren. Ohne weiteres können wir an diesem die aufeinander senkrecht stehende Medianebene und Horizontalwand, dann unsere bogenförmig verlaufenden Wände (*c c*) erkennen, jedoch ist die zur Rechten der Medianebene gelegene Bogenwand (*c c*) etwas verschoben worden infolge des starken Wachstums der neuen Blattanlagen. Das mediane Luftblatt (r_2) grenzt direkt an die Medianebene; zu seiner Bildung wird die ganze Rückenzelle aufgebraucht. Das laterale Luftblatt (s_2) schließt sich an die Bogenwand (*c c*) an, doch geht es nicht aus der ganzen sekundären Seitenzelle hervor, sondern es wird noch vorher von letzterer eine kleine Zelle abgetrennt, die die Blattanlage von der Horizontalwand trennt. Auch das ventrale Wasserblatt (*W*) wird nicht aus der ganzen sekundären Bauchzelle gebildet, es werden von ihr noch zwei oder eine Zelle (Fig. 17 und 19) abgeschieden, die zwischen der Wasserblattinitiale und der Horizontalwand liegen.

Bildung der Scheitelzellen.

Aus den eben besprochenen Initialen der Blätter gehen durch Einschaltung schief verlaufender Wände die zweischneidigen Scheitelzellen der jungen Blätter hervor. Den Anfang der Bildung dieser zweischneidigen Scheitelzelle sehen wir in der Initialen s_2 des lateralen Blattes dargestellt (Fig. 14), wo eben die erste schiefe Wand (*1*) aufgetreten ist. An diese setzt sich eine zweite schiefe Wand (*2*, Fig. 15) an; damit ist die zweischneidige Scheitelzelle fertig, die wie beim Stamme abwechselnd neue Segmente bildet. Über die Stellung dieser Scheitelzelle zum Stamme wäre zu sagen, daß ihre Schneide quer tangential gestellt ist und senkrecht zur Längsrichtung der Achse steht (Fig. 20). Abwechselnd nach vorn

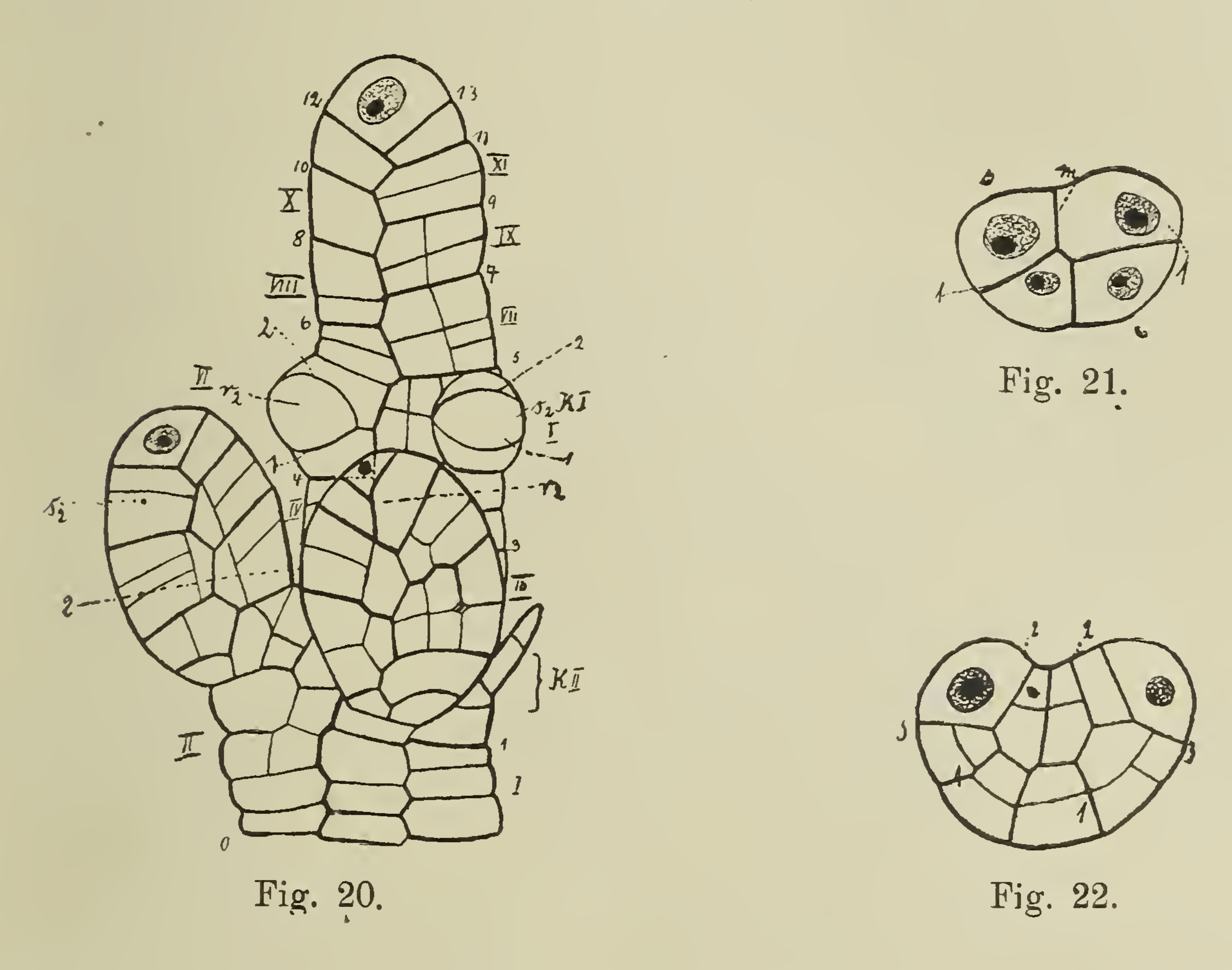


Fig. 20. Fig. 21. Fig. 22.

und hinten schneidet die Scheitelzelle Segmente ab, deren Seitenansicht wir im Querschnittsbilde (Fig. 18) als die uns vom Achsenscheitel her bekannten über den Umfang verlaufenden bogigen Streifen erhalten.

Die Verteilung der einzelnen Blätter an der Längsachse des Stammes soll zuerst durch eine schematische Darstellung (Fig. 12) erläutert werden. Im Knoten *KI* finden wir unsere drei Blattanlagen wieder, das mediane Blatt r_2, das laterale Luftblatt s_2 und das unter ihm liegende Wasserblatt; an der Bildung dieses Knotens beteiligt sich eine Viertel-Segmentlänge, da ja diese Blattanlagen alle aus den sekundären Rücken- resp. sekundären Seitenzellen hervorgehen, die ja bekanntlich nur ein Viertel von der Segmentlänge beanspruchen. Die folgenden $^5/_4$ Segmente, die keine Blattanlagen aufweisen, liefern das Internodium J_1. Die Blätter des Knotens II wechseln mit denen des Knotens I ab. Das mediane Luftblatt (r_2) liegt auf der linken Seite, das laterale Luftblatt (s_2)

und das Wasserblatt dagegen auf der rechten Seite der Zickzacklinie. An den folgenden Knoten wiederholen sich die Verhältnisse.

Hierzu wäre mit Pringsheim (1895. S. 315) zu bemerken, daß jedes äußere laterale Luftblatt mit seinem Wasserblatte immer

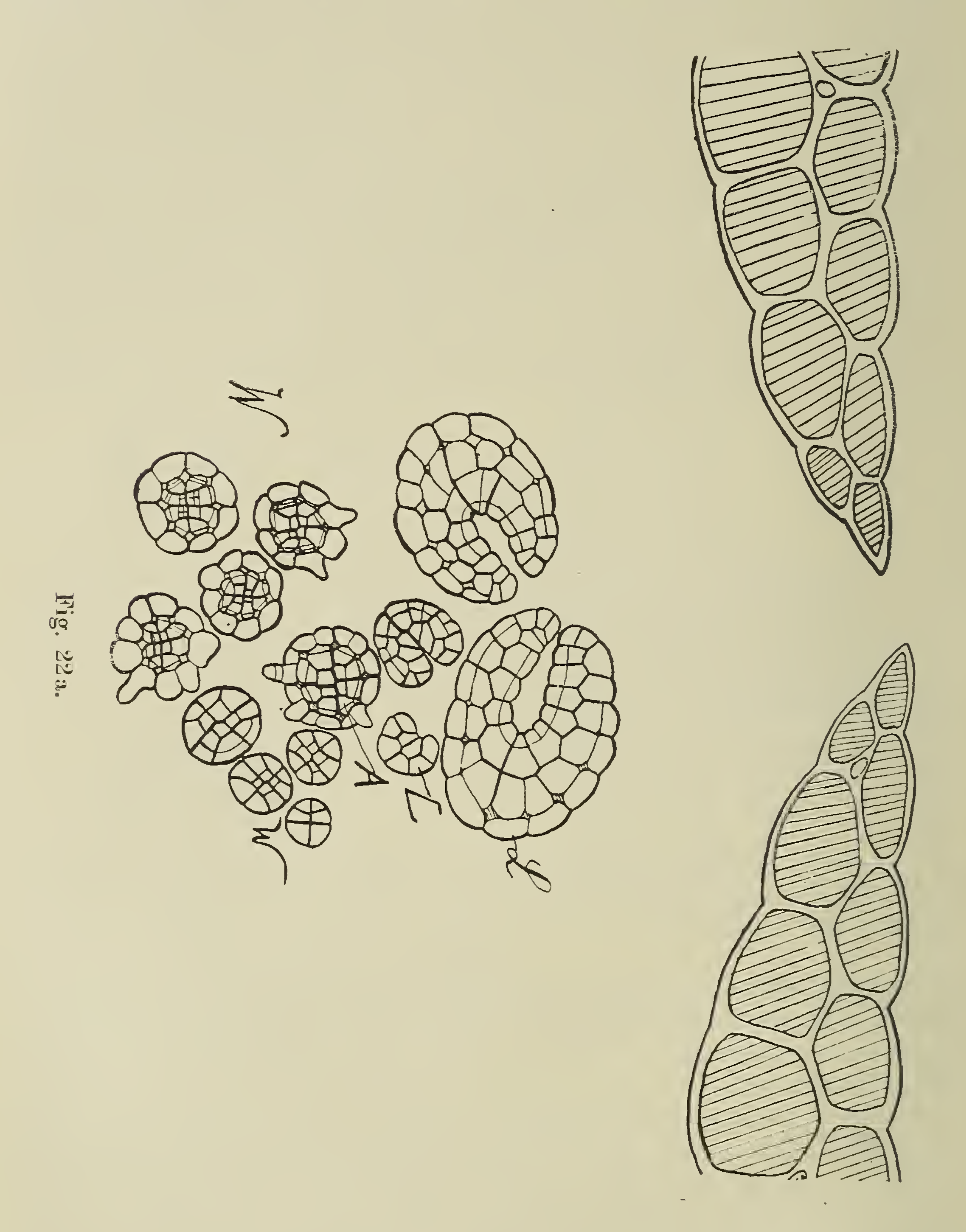


Fig. 22a.

aus der älteren, jedes innere (mediane) Luftblatt dagegen aus der jüngeren Hälfte der Knotenscheibe hervorgeht.

Einen Beleg für die geschilderte Verteilung der Blätter stellt Figur 20 dar. Der jüngste Knoten (*K I*) wird von dem lateralen und dem medianen (r_2) Luftblatt gebildet. Die jungen Blattanlagen sind gerade aus dem Stamme hervorgetreten und haben schon ihre zweischneidigen Scheitelzellen gebildet. Diese kehren dem Be-

schauer ihre Vorderansicht zu, wobei die bogenförmigen Wände (*1* und *2*), die hier die jungen Scheitelzellen begrenzen, mit den in Figur 15 besprochenen Wänden *1* und *2* der Blattanlage identisch sind. Die Glieder des zweiten Knotens (*K II*) alternieren mit denen des ersten, das innere Luftblatt (r_2) ist zur Rechten der Zickzacklinie, das äußere (s_2) zu ihrer Linken inseriert. Das mediane Luftblatt (r_2) des älteren Knotens entspringt im Segment unterhalb der Mittelsegmentwand, die vom Blatte selbst verdeckt ist; das laterale Luftblatt (s_2) des Knotens II hat seinen Ursprung im obersten Viertel des Segmentes II. Das Internodium zwischen den beiden Knoten wird von $^5/_4$ Segmenten gebildet, da vom Segment III zu seinem Aufbau die beiden vorderen Viertel dienen, während die zum Aufbau des Internodiums noch fehlenden $^3/_4$ Segmentteile von dem Segment V gestellt werden, das zur Anlage des lateralen Luftblattes (s_2) nur $^1/_4$ Segment verbraucht hatte.

In ähnlicher Weise wird uns die Bildung der einzelnen Knoten und Internodien an einem lateralen Längsschnitte (Fig. 11) vor

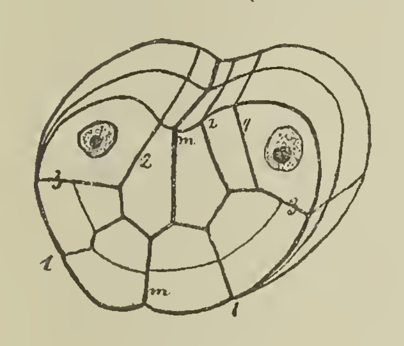


Fig. 23.

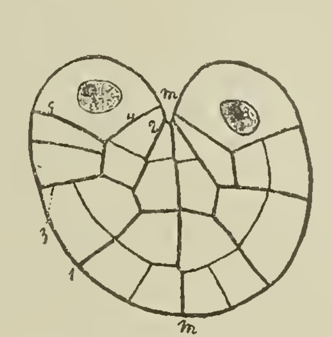


Fig. 24.

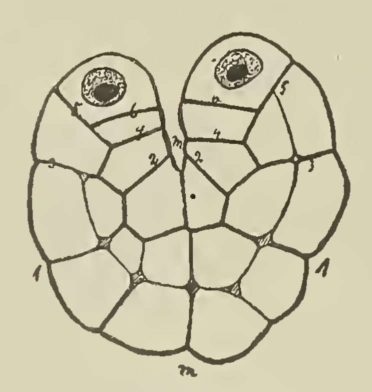


Fig. 25.

Augen geführt. Doch ist vorher zu bemerken, daß Längsschnitte nicht auf größere Strecken die wünschenswerte mediane Richtung haben können, da die Achsen nicht gerade sind. Im Knoten I (Fig. 11) finden wir die übereinander liegenden Blätter s_2 und *W*, dann trifft der Schnitt das median gelegene Luftblatt r_2, um im Knoten III wiederum durch den äußeren Teil der Achse mit den beiden einander benachbarten, jetzt schon stark vergrößerten Blättern zu gehen.

Luft- wie Wasserbehälter stellen sich uns als morphologische Gebilde von gleichem Ursprung dar, sie gehen aus gleichwertigen Zellen hervor und haben den gleichen Wachstumsmodus mit zweischneidiger Scheitelzelle. Allein bald werden im Zusammenhange mit ihrer verschiedenen Funktion die ursprünglich gleichen Gebilde zu vollständig voneinander verschiedenen Organen, so daß niemand im entwickelten Zustande in den ovalen Luftblättern und den büschelig verzweigten Wasserblättern morphologisch gleichwertige Gebilde vermuten könnte.

A. Luftblätter.

a. Wachstum und Segmentierung.

Wie wir im vorigen Kapitel gesehen haben, wachsen die jungen Luftblätter mit einer zweischneidigen Scheitelzelle, deren

Schneide quer tangential zur Stammachse orientiert ist; daher erhalten wir auf einem Querschnitte durch den Stengel mit jungen Blattanlagen Seitenansichten ihrer Segmente (Fig. 18). Den ersten Teilungsschritt in den jungen Blattsegmenten vollzieht eine Wand *1* (Fig. 18), die sowohl auf den Segmentwänden, wie auf der Zickzackfläche senkrecht steht. Zu vergleichen wäre diese Wand mit der uns vom Stamme her bekannten „Horizontalwand" (*b*), sie teilt die Segmente in der Seitenansicht (Fig. 18) in eine linke und eine rechte Hälfte. Im Querschnitt finden wir diesen Entwicklungszustand des Luftblattes mit den beiden aufeinander senkrecht stehenden Ebenen in Figur 21 veranschaulicht, wo die Zickzacklinie mit *m* und die neue Wand mit *1* bezeichnet ist. Die in der Figur obenliegende Seite ist nach der Medianen, die untenliegende Seite nach der Flanke der Achse gekehrt zu denken (Fig. 22, *a*).

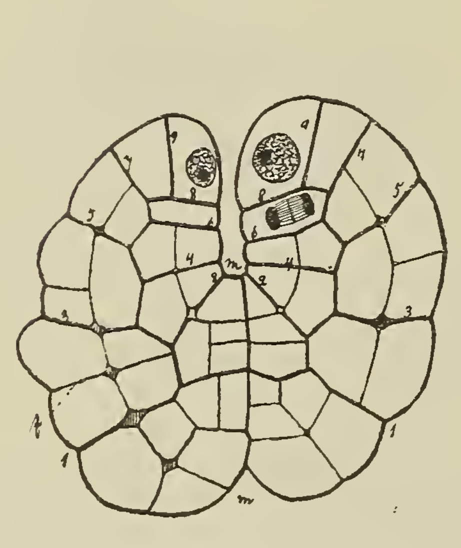


Fig. 26.

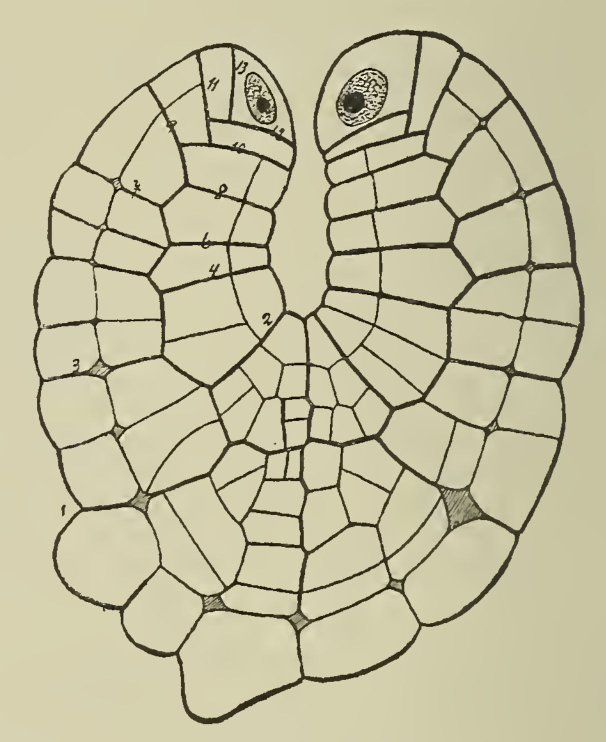


Fig. 27.

Ebenso wie beim Stamme sind die zu beiden Seiten der Wand (*m*) gelegenen Hälften der Blätter verschiedenen Alters, weil die aufeinanderfolgenden Segmente etwa um ihre halbe Höhe gegeneinander verschoben sind.

Der nächste Teilungsschritt in den Segmenten hat die Bildung einer Scheitelzelle in jedem einzelnen Segment zur Folge. Verwendet wird zu dieser Scheitelzellbildung die ventrale Hälfte eines Blattsegmentes, die von der Zickzacklinie (*m*), der ersten Wand (*1*) und einem Teil der Segmentaußenwand begrenzt wird. Diesen ventralen Teil des Segmentes zerschneidet eine Wand *2* (Fig. 22), die sich an die Wand *1* ansetzt, in einen größeren randständigen Teil, der zur Scheitelzelle wird, und einen kleineren medianen. Wie die Wand *2* körperlich angeordnet zu denken ist, zeigt Figur 23. Dadurch, daß der randständige Teil in jedem Segment zur sekundären Scheitelzelle — im Gegensatz zur primären, die an der Spitze des Blattes liegt — wird, entsteht am Blattrand eine Scheitelkante. Der rechte und linke Blattrand wachsen nun in der Weise, daß der Querschnitt des Blattes U-Form annimmt. Die Ventral-

seite des Blattes wird dabei konkav. Längs der Mitte der Blattoberseite (Ventralseite) läuft, mit anderen Worten gesagt, eine mediane Rinne. Mittlerweile haben sich die anfangs vertikal aus der Achse hervorsprossenden Blattanlagen dem Vegetationspunkte angelegt, derart, daß die Ebenen der Rinnen der Blattoberseiten mehr oder minder schief zur Medianebene geneigt sind. In Querschnitten durch die Stammachse erscheinen also die älteren noch nicht entfalteten Blätter quergeschnitten und kehren ihre Mittelrinne schräg aufwärts gegen die Achsenmediane. (Fig. 22, *a*.)

Inzwischen ist die zweischneidige Scheitelzelle in jedem Segmente in Tätigkeit getreten und hat in bekannter Weise die se-

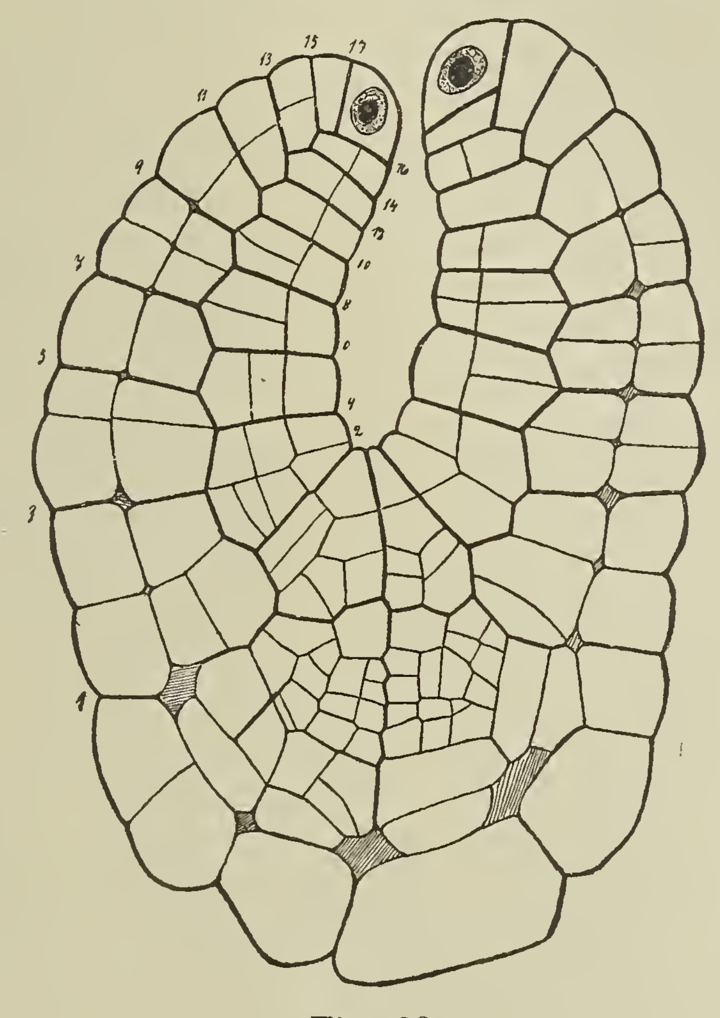


Fig. 28.

kundären Segmente abgeschnitten (Fig. 28—29). Die Formänderungen, die die einzelnen Segmente während ihres Wachstums erfahren, sind ähnlich wie die der Achsensegmente und aus den Figuren 24—29 zu entnehmen. Bemerkenswert ist, daß die peripher liegenden Segmente im Verhältnis zu den medianen sehr gefördert werden. Dadurch wird die ventrale Rinne des Blattes nach oben verschmälert. In Figur 24 haben die Scheitelzellen je 5 Segmente in jeder Blatthälfte ausgebildet, sehr deutlich tritt hier der verschiedene Wachstumsmodus der lateralen und medianen Segmente hervor. Es stoßen die medianen Hauptsegmentwände an ihren äußeren Enden fast miteinander zusammen (Fig. 24). Vertieft wird die mediane Rinne, indem einerseits die einzelnen Segmente eine kleine Streckung erfahren und andererseits die Zahl der Segmente überhaupt zunimmt; in Figur 25 ist diese auf je 6 gestiegen. Damit hätte ich im Prinzip die Tätigkeit der Scheitelkante geschildert,

die weitere Entwicklung geht nun im wesentlichen derart vor sich, daß die Zahl der Segmente vergrößert wird und der Mittelspalt hierdurch an Tiefe zunimmt. Ohne weiteres ist dieses Wachstum aus der beigegebenen Figurenreihe zu ersehen; in Figur 26 finden wir 9 Segmente ausgebildet, in Figur 27 13 und 14 Segmente, in Figur 28 16—17 Segmente, in Figur 29 19—21 Segmente. Bis zum entwickelten Zustande (Fig. 30) können wir die fortschreitende Segmentierung verfolgen; auch die sekundäre Scheitelzelle ist in

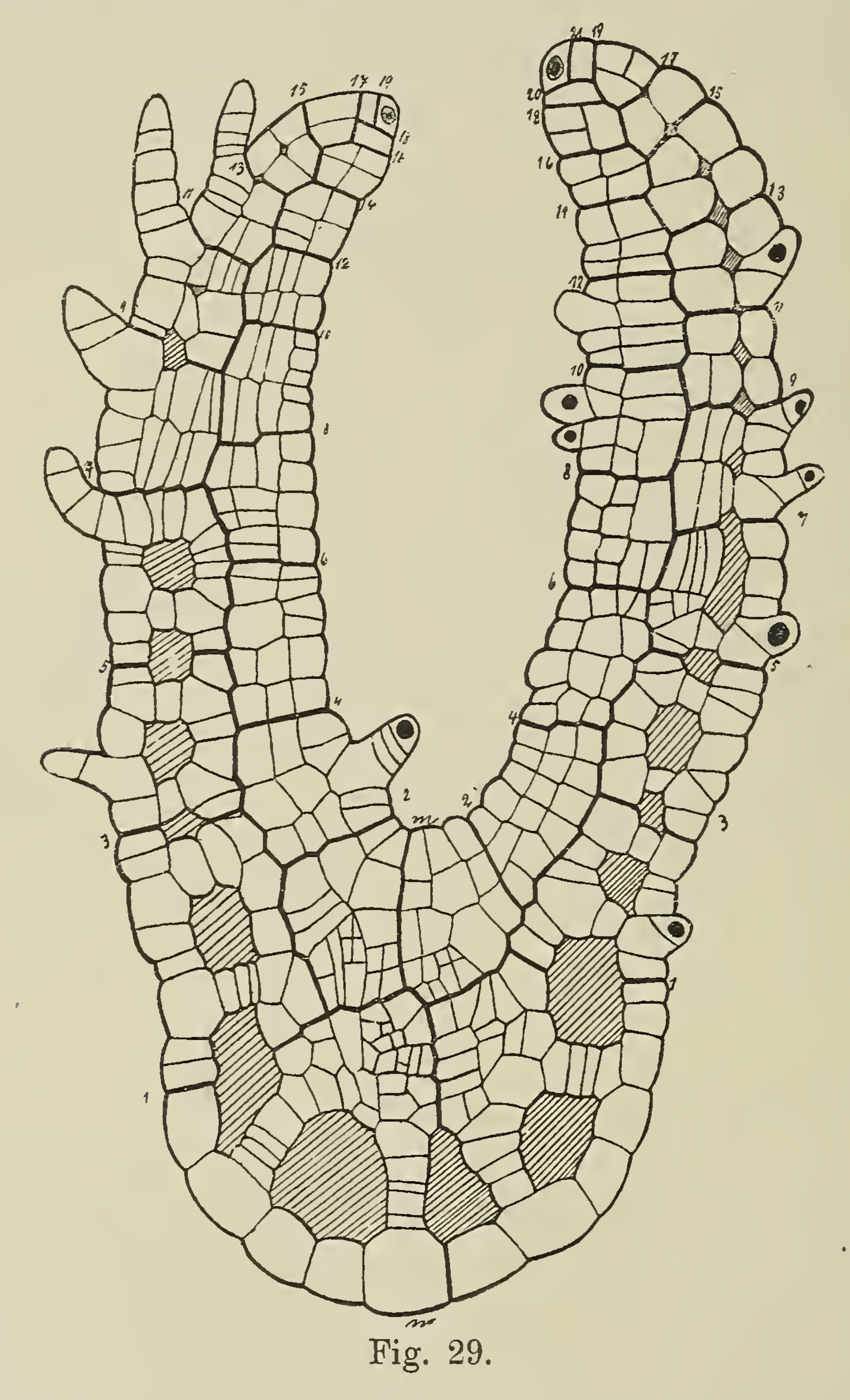


Fig. 29.

den meisten Fällen noch nachweisbar. Im vollständig entwickelten Zustande des Blattes stellt sie ihre Teilungen ein.

Durch die primäre Scheitelzelle wird das Längenwachstum der Luftblätter bedingt. Der Längsschnitt senkrecht zur Medianen durch ein junges Blatt (Fig. 32) führt uns ein Stadium vor Augen, wo die primäre Scheitelzelle erst 9 primäre Segmente gebildet hat. Dieses Bild würde dem Querschnitt in Figur 25 entsprechen. Das Blatt ist dicht unter dem Boden der ventralen Rinne getroffen zu denken. Jedes dieser neuen Segmente, mit Ausnahme der beiden jüngsten (VIII und IX) ist zur Bildung der sekundären Scheitel-

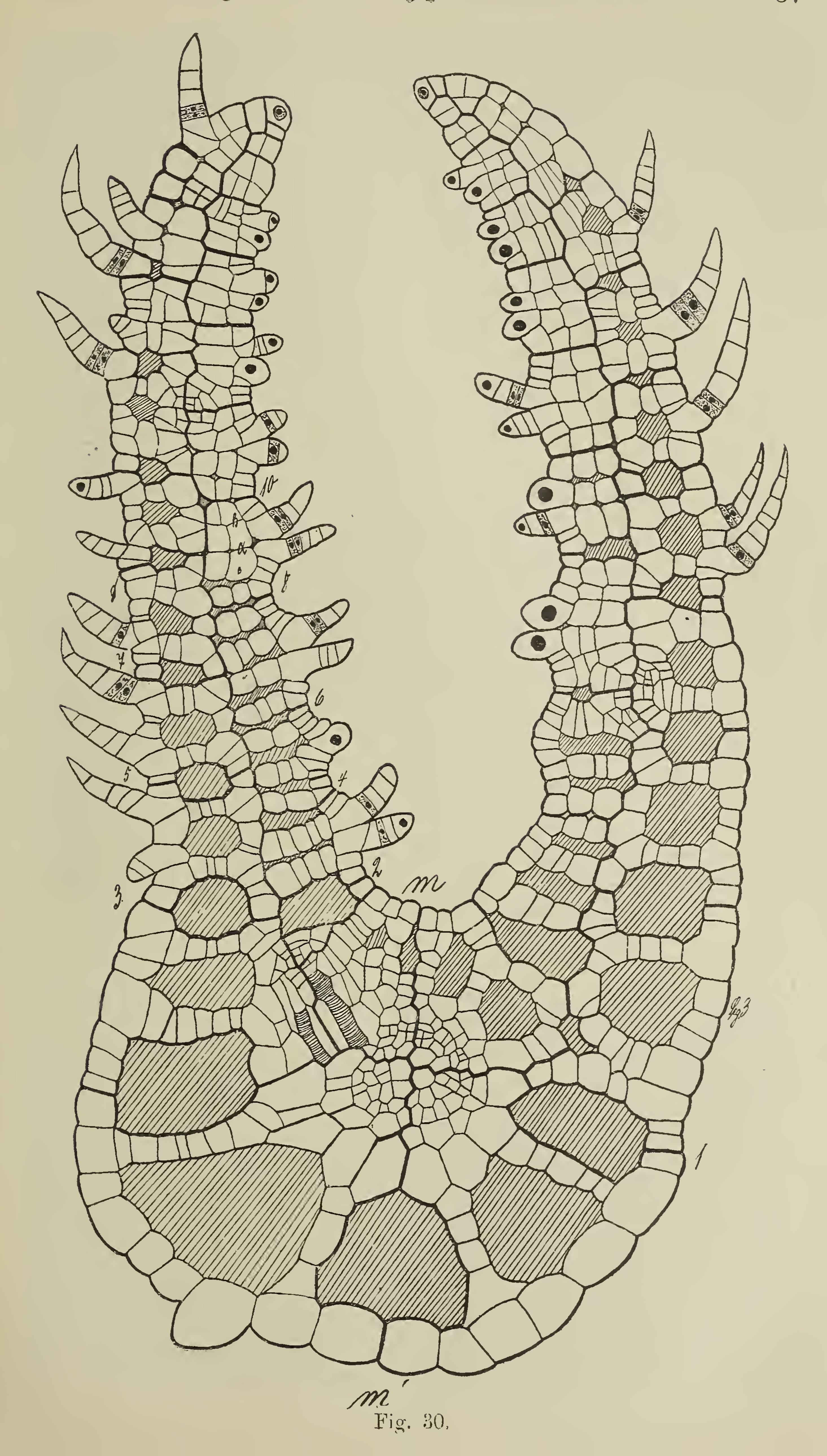


Fig. 30.

zelle geschritten, die Blattränder wären am weitesten vorgewölbt zu denken im ältesten Segmente (I und II) und würden nach der primären Scheitelzelle zu immer mehr abfallen. Längsschnitt Figur 33 geht ebenfalls durch den medianen Teil des Blattes, seiner Entwicklung nach würde er etwa dem Querschnitt Figur 26 entsprechen. 17 Segmente hat die primäre Scheitelzelle in Figur 34 abgeschieden. Einen Längsschnitt teils durch den medianen Blattteil, teils durch die beiden Seitenwülste, führt uns Figur 35 vor

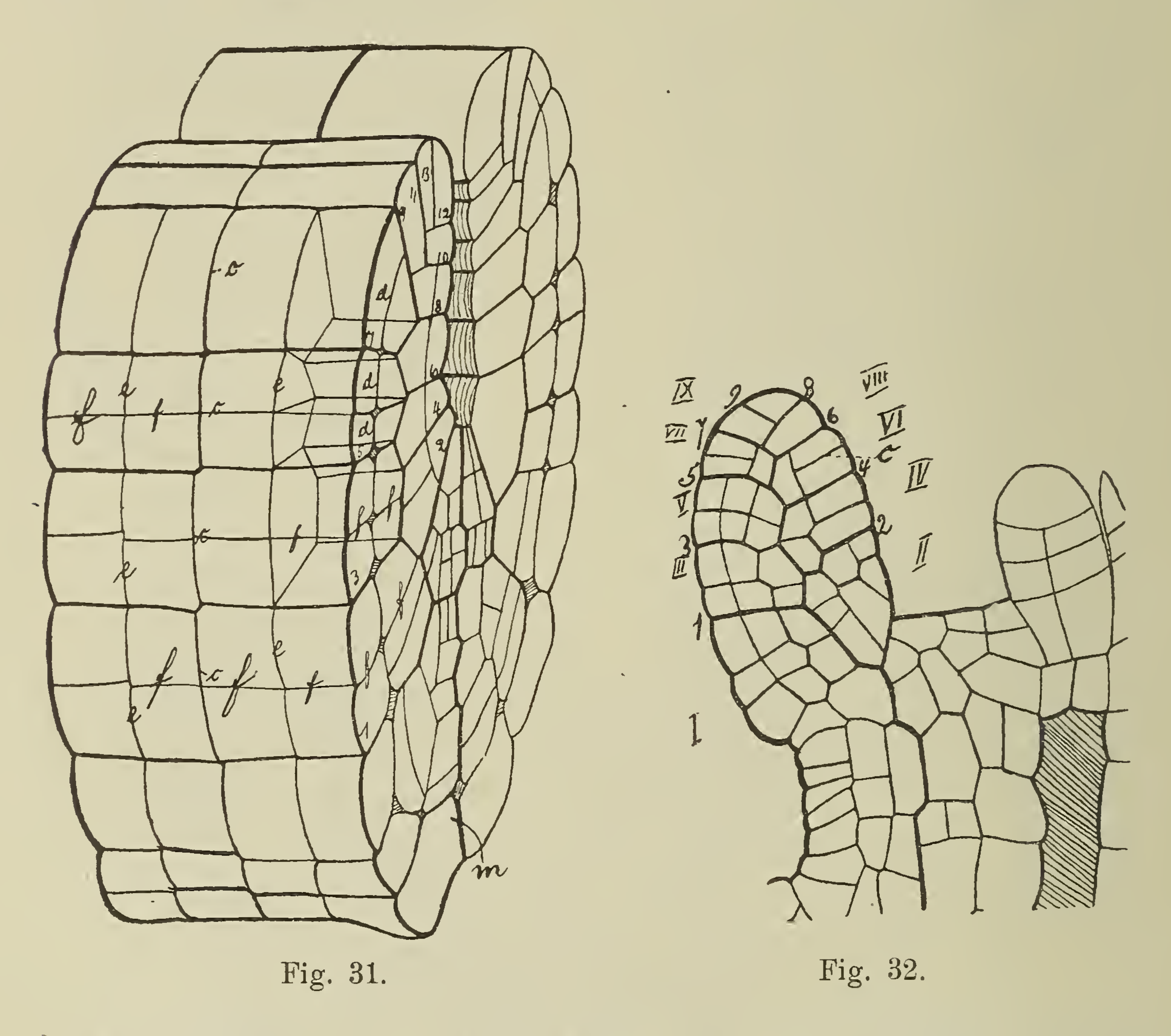


Fig. 31. Fig. 32.

Augen; deutlich ist hier zu ersehen, wie die einzelnen primären Segmente miteinander abwechseln.

Überblicken wir noch einmal kurz den Wachstumsmodus eines Luftblattes, so sehen wir, daß die anfangs zylinderförmige Blattanlage in ihrer Längsrichtung mit zweischneidiger Scheitelzelle wächst. Hierzu kommt aber bald in jedem primären Segmente eine neue Scheitelzelle, welche zu beiden Seiten der Medianen an der Ventralfläche des Blattes die emporwachsenden Blattränder erzeugt. Embryonal sind die Blätter in der medianen Längsachse des Blattes gefaltet, die Ränder sind schräg nach oben gerichtet; im entwickelten Zustand breitet sich das so gefaltete Blatt auseinander. Die an die ventrale Rinne grenzenden Segmente liefern die Oberseite des Blattes, die lateralen Segmente seine Unterseite.

Zuletzt möchte ich noch auf eine Tatsache aufmerksam machen. Die von Salvinia-Keimpflanzen an ihrem ersten Stammknoten aus-

gebildeten Luftblattanlagen bilden ungefähr nur 12—14 primäre Segmente aus, ehe sie zur inneren Ausgestaltung schreiten. Die Blätter älterer Salviniapflanzen weisen eine viel größere Segmentzahl auf, ehe sie die innere Ausgestaltung vollführen.

b. Zerlegung der Segmente.

Jedes primäre Segment wird infolge der Tätigkeit der sekundären Scheitelzellen in sekundäre Segmente zerlegt. Jedes primäre Segment bildet zuerst nur eine einzige sekundäre Scheitelzelle aus. Es verlaufen daher die sekundären Segmentwände über

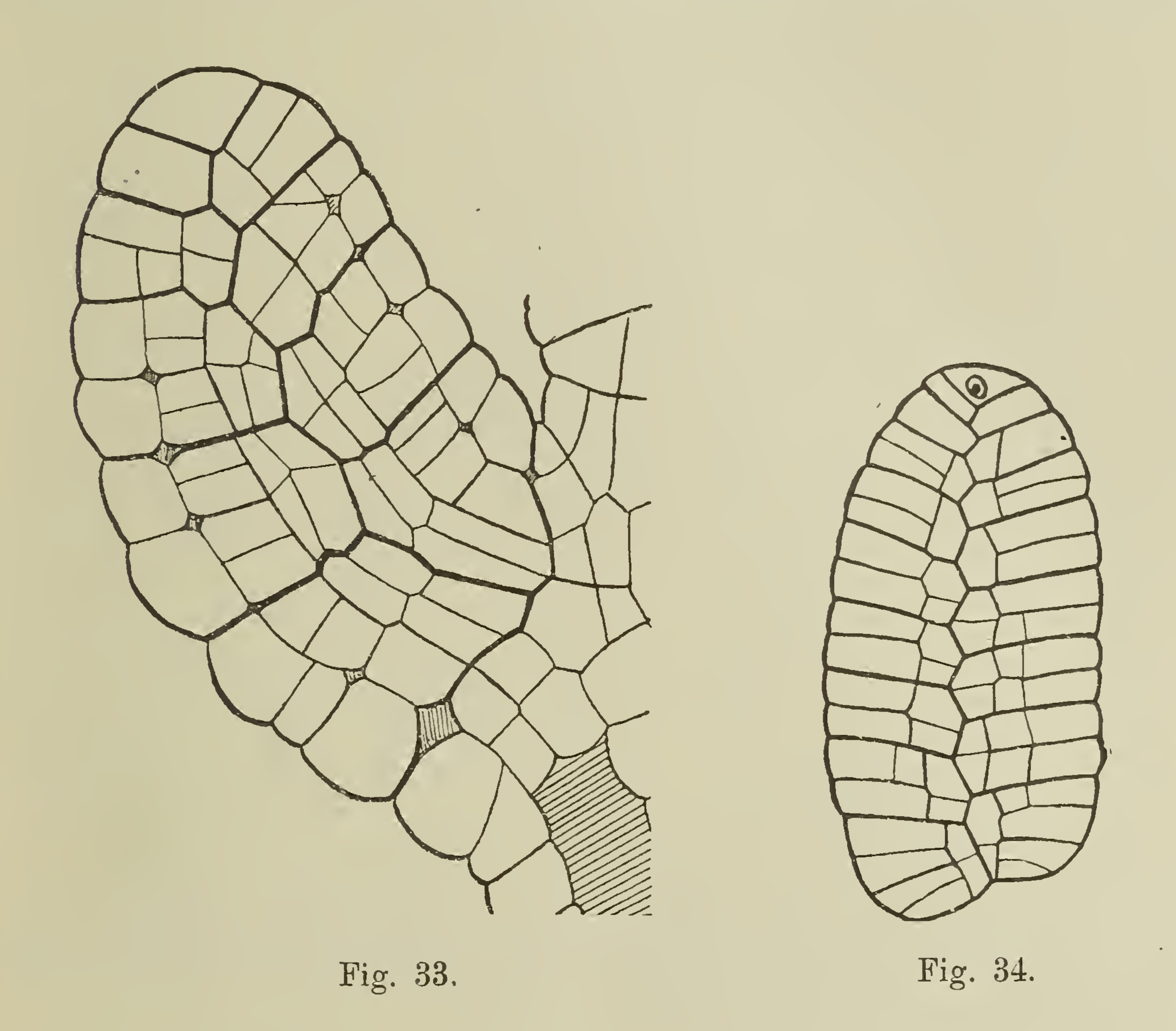


Fig. 33. Fig. 34.

die ganze Breite des primären Segmentes. Eine Kombination eines Querschnittes durch ein älteres Blatt mit dem zugehörigen Längsschnitt stellt die körperliche Figur 31 dar, die einen klaren Einblick in die Art der Segmentierung gibt. Die Segmentwände sind wie in den Figuren 21—29 mit den Zahlen *1, 2, 3* u. s. w. bezeichnet, alle sekundären Segmente werden durch die Wände *c* (Fig. 31), die senkrecht zu den sekundären Segmentwänden und zur Ebene der Blattmediane stehen, in eine vordere, dem Scheitel des Blattes zugewandte und eine hintere Hälfte zerlegt, die seiner Basis zugekehrt ist. Auf Querschnitten können wir diese Wand nicht beobachten, da sie in die Ebene des Schnittes fällt. Im Längsschnitt senkrecht zur Blattmedianen erscheint uns diese Halbierungswand der Segmente als Wand *c* (Fig. 32). Die Hälften der sekundären Segmente werden durch perikline Wände (Fig. 31, *d*)

und antikline Wände (Fig. 31, *e* und *f*) weiter zerlegt. Die Teilungsfolge ist nicht immer dieselbe. Die von der medianen abgekehrten Teile der Blattfläche (abgesehen vom Rand) sind damit vierschichtig geworden. Die der Medianen benachbarten Segmente werden öfter periklin zerlegt, so daß das Blatt in der Mitte 7—9 schichtig ist (Fig. 31). Von jetzt ab teilt sich die äußere Schicht nur noch antiklin, während die inneren auch perikline

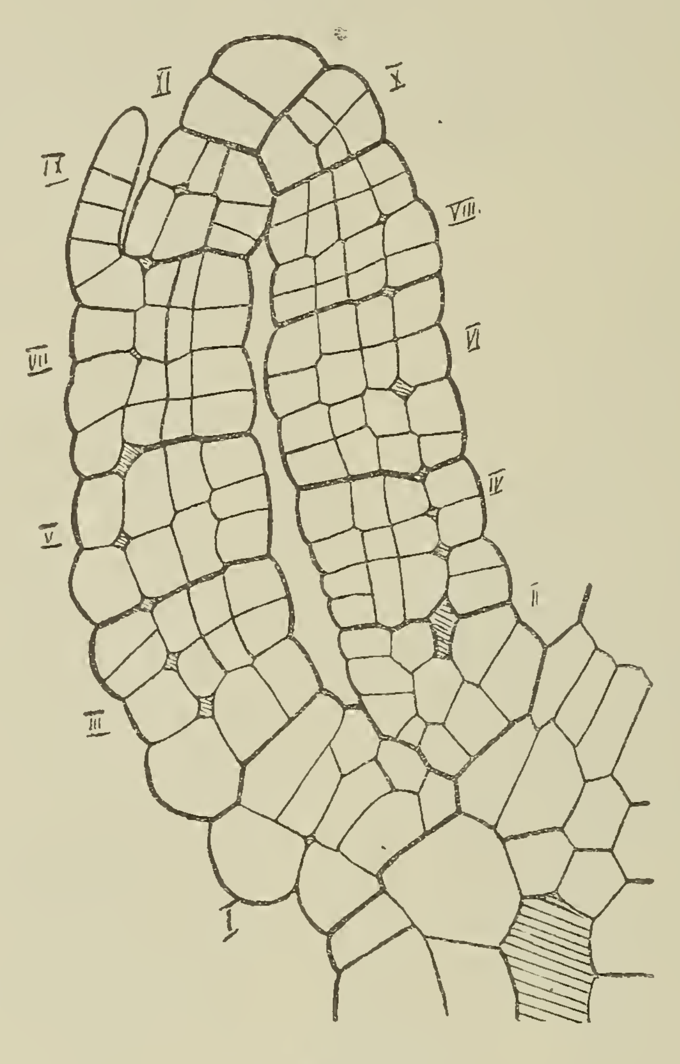


Fig. 35.

Wände einschieben. Die Teilungsfolge ist keine gesetzmäßige mehr. Ich verweise auf die Querschnittsbilder Figuren 21, 22, 24—30 und die Längsschnittbilder Figuren 32—36.

c. Ausgestaltung der Segmente.

Interzellularenbildung.

Schon auf einer sehr frühen Entwicklungsstufe der Luftblätter treten in ihrem kompakten Gewebe Interzellularen auf. Diese gewinnen alsbald an Umfang und zerklüften das parenchymatische Gewebe derart, daß es im entwickelten Blatte nur schmale Brücken darstellt. Die physiologische Bedeutung dieser großen Lufträume liegt klar auf der Hand. Ihre Hauptaufgabe ist, einen lebhaften Assimilations- nnd Atmungsgaswechsel zu unterhalten (Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 1904. S. 391). Allein man darf auch ihre hydrostatische Bedeutung nicht vernachlässigen. Die großen Lufträume tragen durch Verringerung des spezifischen Ge-

wichtes der Schwimmblätter sehr viel dazu bei, ihre Schwimmfähigkeit zu erhöhen.

Die Entwicklung dieser Interzellularen will ich an der Hand der Figuren besprechen. Auf dem Querschnitte sieht man die ersten Interzellularen in den Hauptwänden der lateralen Segmente

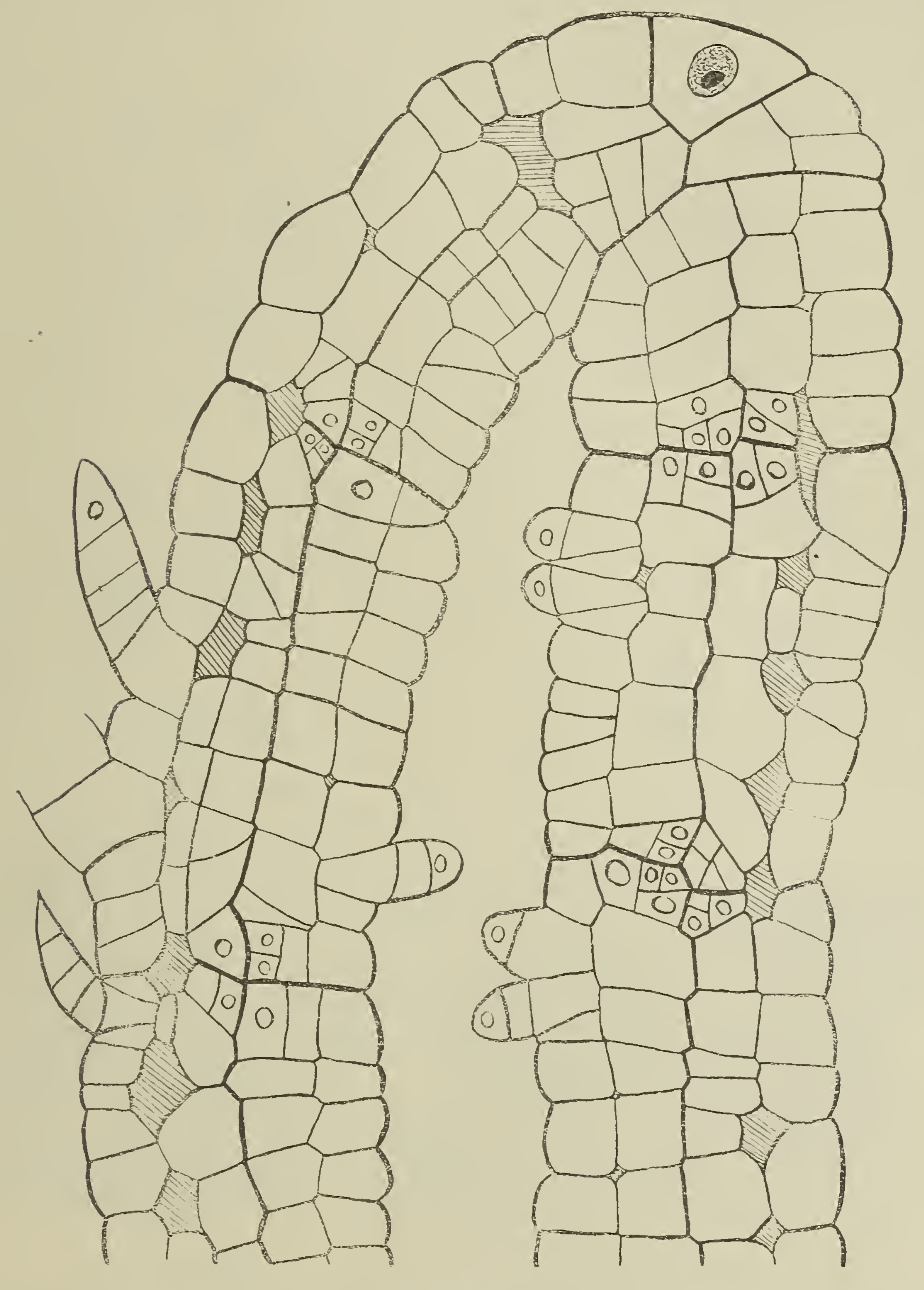


Fig. 36.

sich bilden. Sobald nämlich die Luftblätter in beiden Hälften ungefähr 6 Segmente (Fig. 25) ausgebildet haben, treten unterhalb der Epidermis zuerst an den Haupt-, dann auch an den Mittelsegmentwänden (*f*, Fig. 26, 31) vierspitzig erscheinende Interzellularen auf. Andere Interzellularen bilden sich nicht. Diese Tatsache finden wir durch einen Blick auf die Figuren 26, 27, 28, 29, 30

bestätigt und können sie bei fast völlig entwickelten Blättern noch feststellen. Wir werden hierdurch in den Stand gesetzt, abgesehen davon, daß die Hauptsegmentwände eine viel stärkere Wandverdickung aufweisen, durch Abzählen der Interzellularen die einzelnen Segmente sogar in weit entwickelten Blättern voneinander abgrenzen zu können.

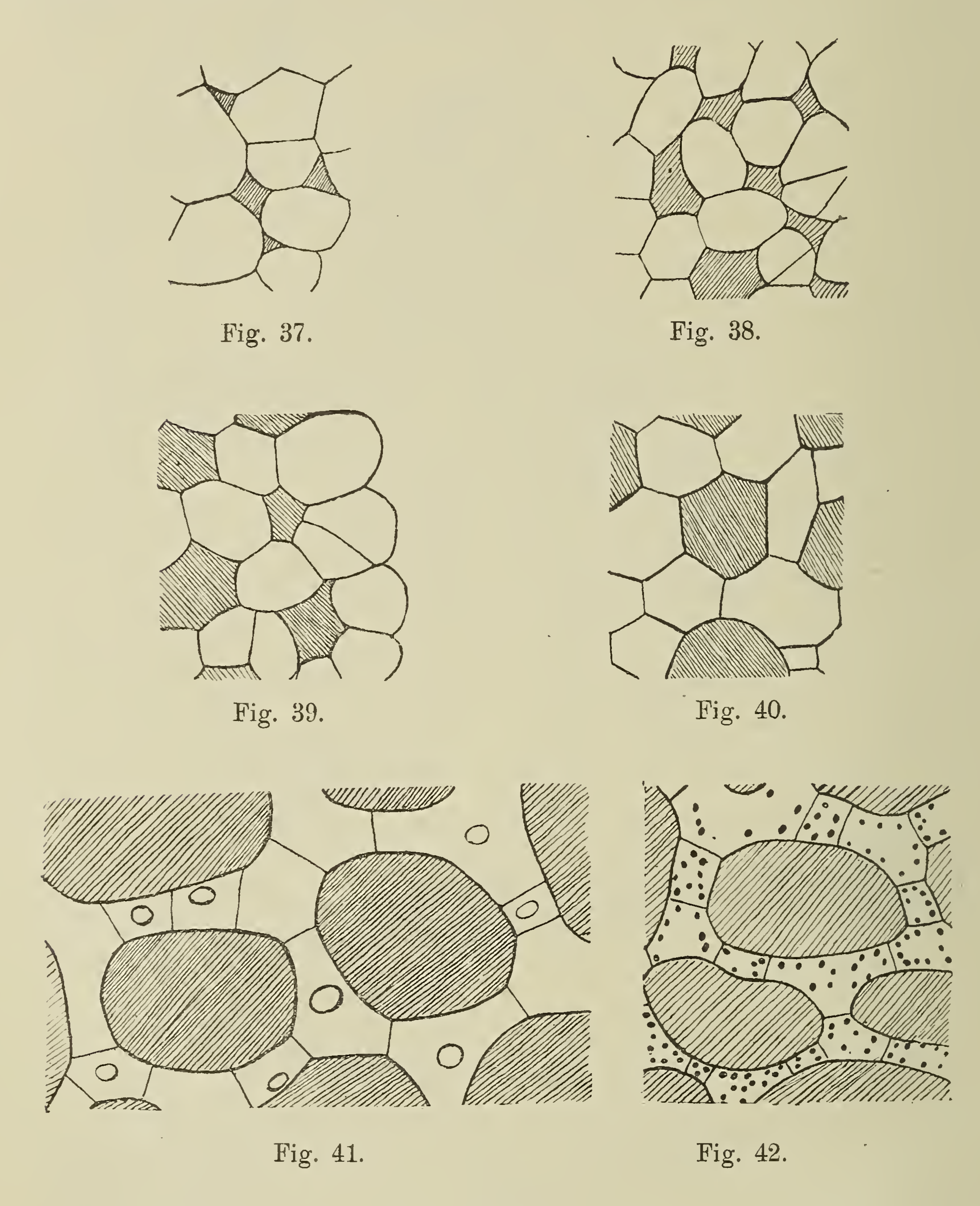


Fig. 37. Fig. 38.

Fig. 39. Fig. 40.

Fig. 41. Fig. 42.

Alsbald treten in den einzelnen Segmenten senkrecht zur Haupt- und Nebensegmentwand die schon oben angedeuteten periklinen Wandbildungen auf. Diese setzen sich, wie ich schon bei der Stammentwicklung hervorhob, bald an den Interzellularraum selbst an (Fig. 27, Segment 1, rechts), bald erfolgt ihr Ansatz erst in weiterer Entfernung von ihm (Fig. 27, links, 1. Segment), und erst sekundär wird er dann so vergrößert, daß sie auf ihn treffen.

Auch schief verlaufende Wände können auftreten (Fig. 27, links, Segment 3, und Fig. 28, rechts, Segment 3). Durch die perikline Teilung entstehen — auf dem Schnitt gesehen — Zellreihen (räumlich Zellplatten), die ähnlich den Radienzellen bei der Stammentwicklung sind und zwischen je zwei Interzellularen liegen (Fig. 29). Durch die Verlängerung der Zellreihen tritt also eine Vergrößerung

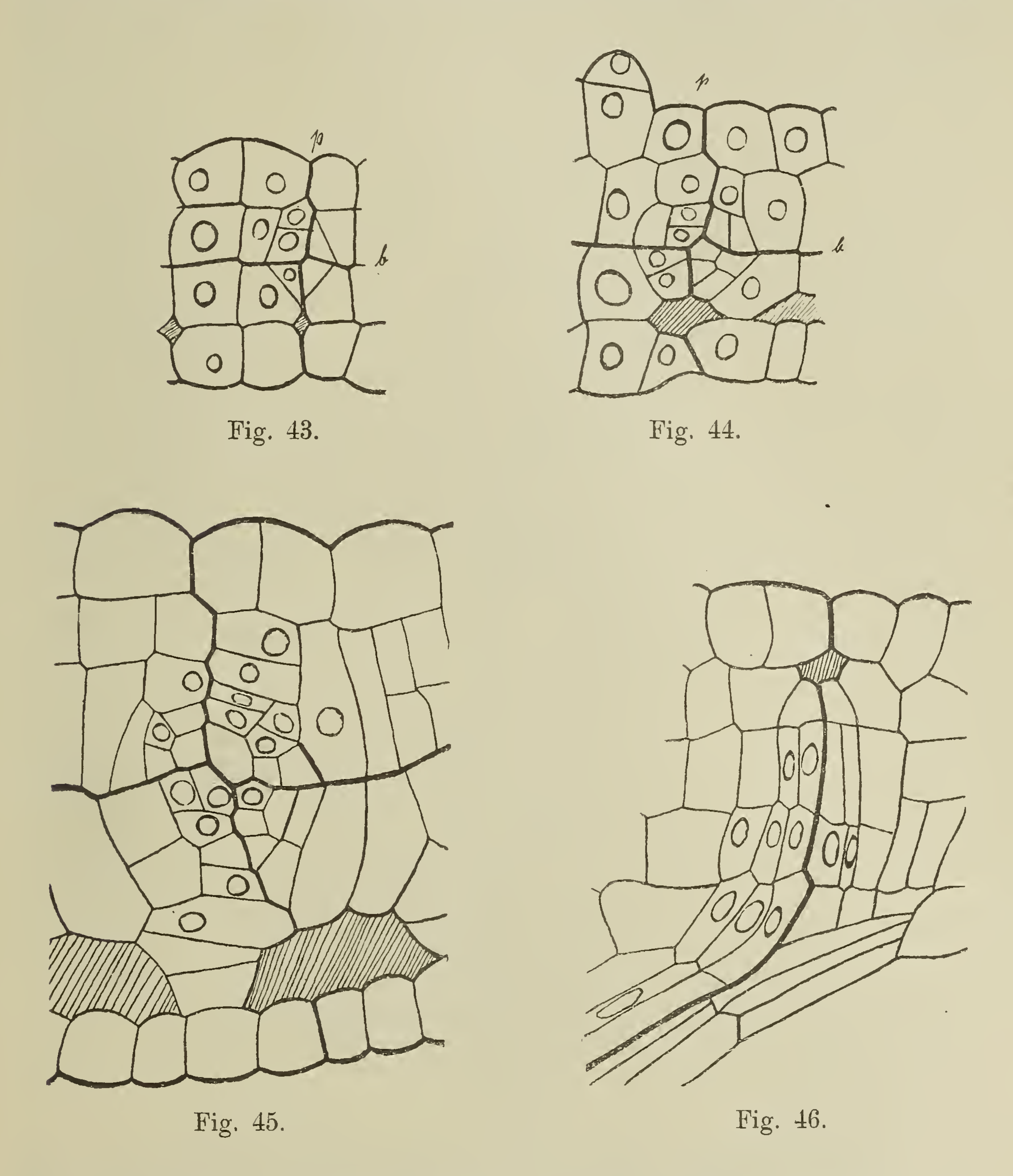


Fig. 43. Fig. 44.

Fig. 45. Fig. 46.

der Dimension der Interzellularen in der Richtung senkrecht zur Oberfläche auf. Durch Teilung in der Epidermis und in den der Zickzacklinie anliegenden Zellen wird der Interzellularraum in der Richtung erweitert, die in die Blattfläche fällt. Die ganze Entwicklungsgeschichte der Interzellularen kann man sich auch an Figur 29 allein vor Augen führen, indem man sie etwa am rechten Blattlappen vom jüngsten bis zum ältesten sekundären Segmente verfolgt. Eine Ausnahme von der oben beschriebenen Regel, daß

die Interzellularen sich nur an den Haupt- und Mittelsegmentwänden bilden, sehen wir auf der rechten Seite der Figur 30 in Segment 3. Hier hat die an Segment 1 angrenzende „Zellreihe" außer den gewöhnlichen periklinen Wänden auch antikline gebildet und im Anschluß an diese einen Interzellularraum, allein es findet dieser Fall nur in sehr alten Blättern statt.

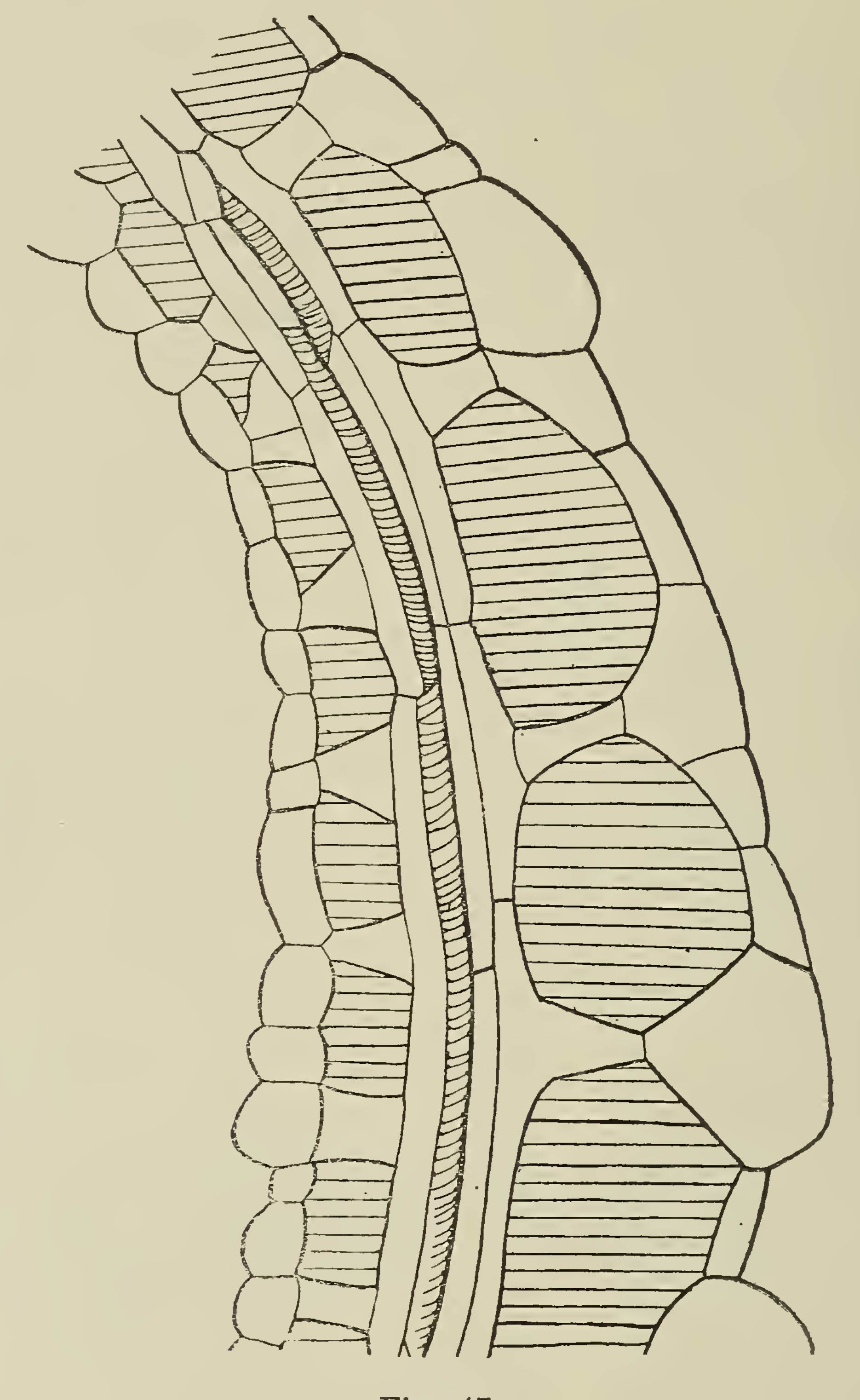


Fig. 47.

Verhältnismäßig spät tritt die Interzellularenbildung in den an den Mittelspalt grenzenden Segmenten (2, 4, 6, 8 u. s. w.) auf. Während die Interzellularen in den äußeren Segmenten im Prinzip ihre Entwicklung schon beendet haben, nimmt diese in den inneren Segmenten erst ihren Anfang. An den Eckpunkten der Haupt-, Halb- und Viertelsegmentwände β und der einzelnen periklinen Wände (Segment 10, Fig. 30) setzt diese Interzellularenbildung ein. Die einzelnen Interzellularen werden größer, die benachbarten fließen zusammen (Segment 10, Fig. 30) und bewirken so eine vollständige

radiale Auftrennung der Segmente längs den Haupt-, Halb- und Viertelsegmentwänden. Wir hätten demnach in jedem Segmente drei solcher Lufträume und je einen an den Segmentgrenzen. Allein es brauchen nicht alle ausgebildet zu sein, da häufig auch in der Segmenthälfte die Viertelteilung unterbleibt. Indem diese Lufträume durch Teilungen in den an sie grenzenden Zellen, wie ich sie schon oben beschrieben habe, sich einerseits nach der Peripherie zu strecken, andererseits in der Längsrichtung der Lappen

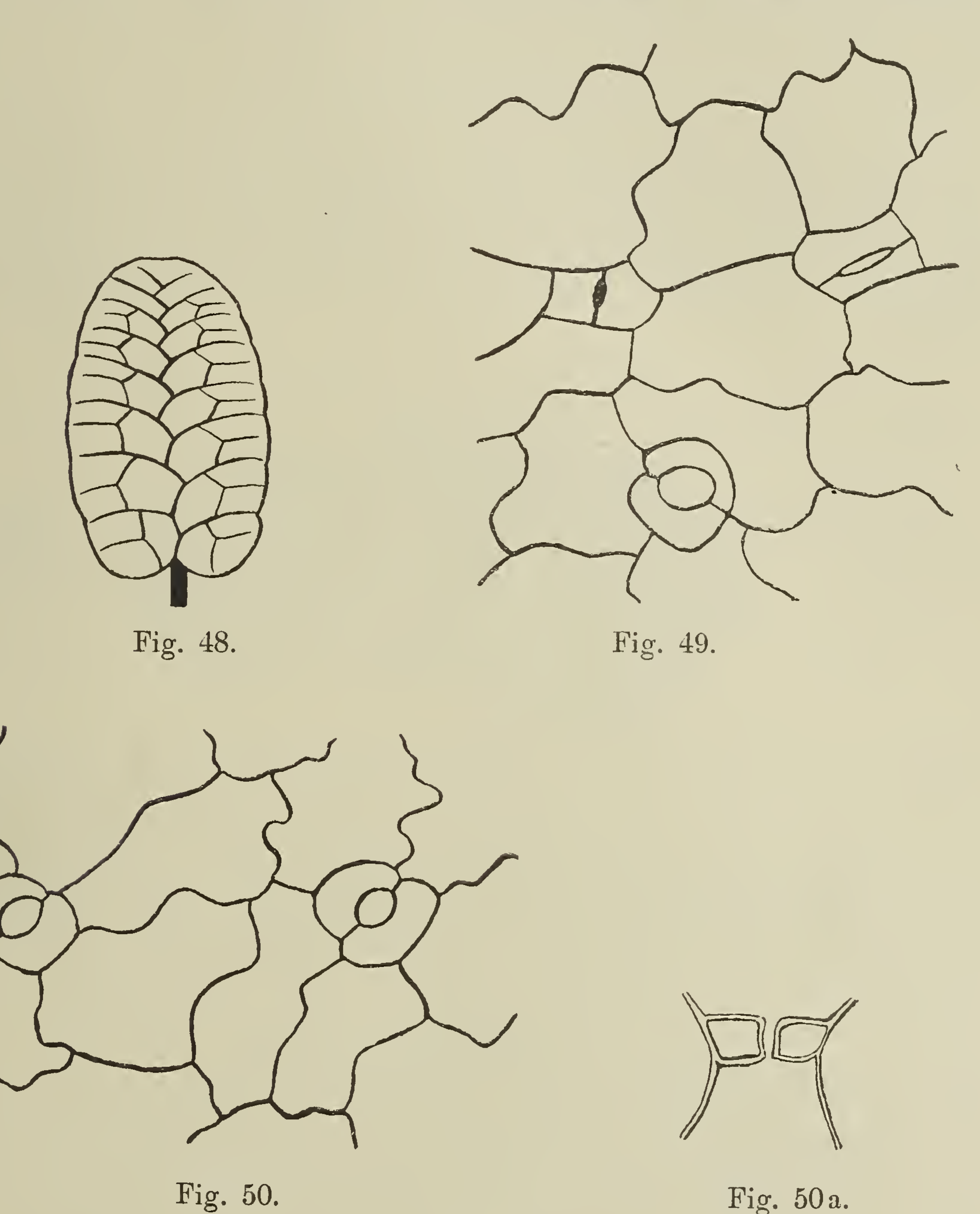


Fig. 48. Fig. 49.

Fig. 50. Fig. 50a.

sich auseinanderschieben, geht dieser Zustand in den des entwickelten Blattes über.

Die gleiche viereckige Gestalt haben die jungen Interzellularen auch auf horizontalen Längsschnitten durchs Blatt, die uns die primäre Zickzacklinie vor Augen führen. Hier treten sie ebenfalls an den Haupt-, Mittel- und später auch Viertel- und Achtelsegmentwänden auf (Fig. 33 und 35). Ihre Weiterentwicklung sieht auf den Längsschnitten ganz ähnlich aus wie auf den Querschnitten,

vergleiche Figur 36 mit Figuren 28 und 29. Zuletzt kämen noch Flächenschnitte durch die Blattlamina in Betracht. Die Anlagen der Interzellularen weisen auch hier anfangs die viereckige Gestalt auf (Fig. 37 in der Mitte); später können auch dreieckige auftreten. Die körperliche Gestalt eines primären Interzellularraumes muß etwa die eines Oktaeders sein, allein bald wird diese regelmäßige Figur durch neue Wandansätze unregelmäßig, so daß es ziemlich schwierig wird, ihre Gestalt zu beschreiben. Man liest die Bildungsvorgänge ohne Schwierigkeit aus den Figuren 37—41 ab.

Gefäßbündelentwicklung.

Das entwickelte Salviniablatt wird seiner Länge nach von der Mittelrippe durchzogen, die das Hauptleitbündel in sich birgt. Von diesem Hauptleitbündel gehen abwechselnd nach links und rechts die Seitenbündel ab, die nur sehr geringe Anastomosen zeigen.

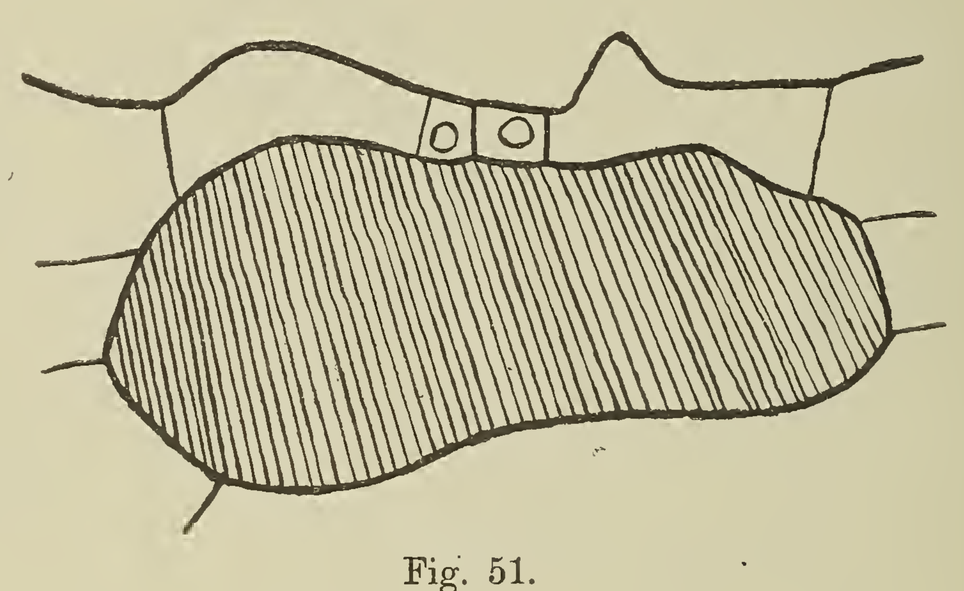


Fig. 51.

Zuerst von allen diesen Leitbündeln tritt im embryonalen Blatte das Hauptleitbündel auf. Anteil haben an seiner Bildung im Querschnitt die Segmente 1 und 2 (Fig. 26—29). In beiden Blatthälften ist im Segment 1 (Fig. 26) eine zweite perikline Wand parallel der Epidermis-Außenwand aufgetreten, Segment 2 rechts und links sind durch je eine Perikline geteilt. Die 4 zentralen um den Kreuzungspunkt von *m m* und *1 1* gelegenen Zellen sind die Initialen für das Hauptbündel. Sie werden durch abwechselnd anti- und perikline Teilungen zerlegt (Fig. 21—30). Im Längsschnitt (Fig. 33) liegen die Zellen, aus denen das zentrale Leitbündel hervorgeht, zu beiden Seiten der primären Zickzacklinie. Während in den benachbarten peripheren sekundären Segmenten schon die Vierteilung eingesetzt hat, unterbleibt diese in den zentralen Zellen. Das Hauptleitbündel läuft demnach entlang der primären Zickzacklinie. Vom Hauptbündel gehen seitlich an der Grenze zweier Segmente die Seitenbündel ab, die dann in jedem Blattlappen emporsteigen. Je zwei Stränge von länglichen Zellen zu beiden Seiten der primären Segmentwände (Fig. 46) schließen sich ans Hauptleitbündel an und verlaufen nahe dem an der Haupt-

segmentwand gebildeten Interzellularraum. An welcher Stelle an der Grenze der primären Segmente das Bündel emporsteigt und aus welchen Zellen es entsteht, muß uns ein Horizontalschnitt durch die beiden Blattlappen zeigen, auf dem wir die Seitenleitbündel im Querschnitt erhalten. Von vier Zellen, die um den Kreuzungspunkt der primären Segmentwand (*p*) mit der sekundären Zickzacklinie (*b*) gegenüber einem Interzellularraum liegen, geht die Entwicklung dieser Gefäße aus (Fig. 43). Daß nun auch wirklich diese Seitengefäße an der Grenze zweier primären Segmente ihre Entstehung nehmen, davon überzeugt uns bald ein Blick auf Figur 36. In den beiden unteren der vier Zellen (Fig. 43) bilden sich schief verlaufende Wände, die auf den Interzellularraum stoßen, die beiden oberen Zellen teilen sich auch. Diese vier neugebildeten Zellen liefern durch anti- und perikline Teilungen Prokambiumbündel und später Leitbündel. Ziemlich weit fortgeschritten finden wir die Bündelentwicklung in Figur 45. Auf Blattquerschnitten kann man fertige Seitenbündel oft auf weite Strecken verfolgen (Fig. 47).

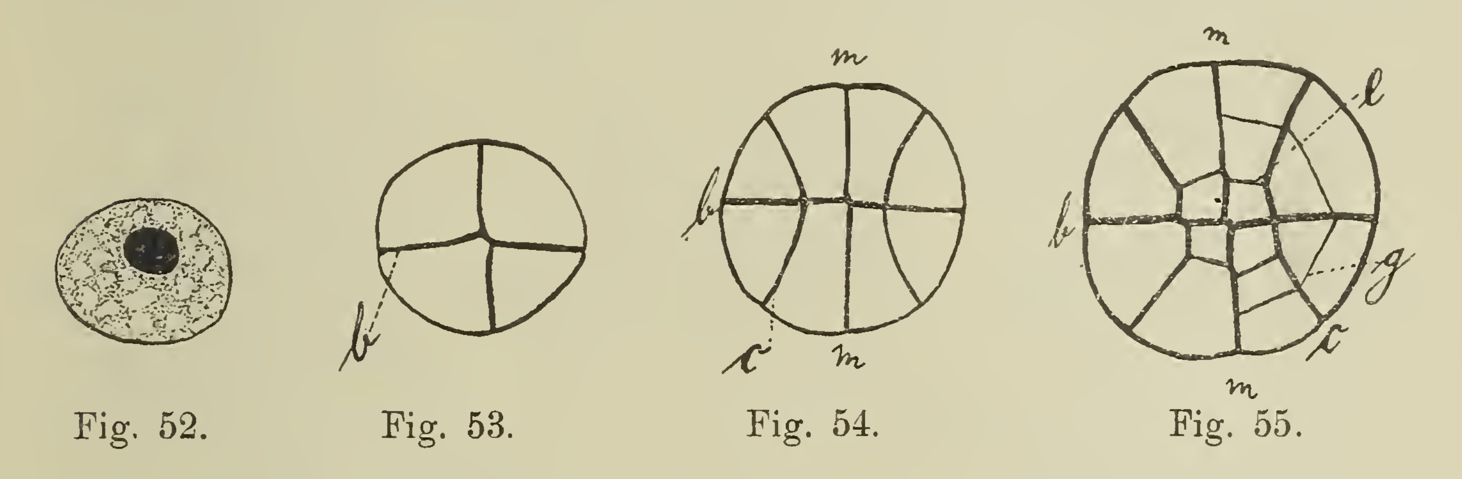


Fig. 52. Fig. 53. Fig. 54. Fig. 55.

Auf späterer Entwicklungsstufe senden je zwei benachbarte Seitenbündel seitliche Anastomosen aus, die sich vereinigen und je ein sekundäres Seitenbündel liefern (Fig. 48). Diese sekundären Seitenbündel verlaufen regelmäßig an der Mittelsegmentwand des primären Segmentes. Diese Verhältnisse sind in der schematischen Übersicht (Fig. 48) veranschaulicht.

Spaltöffnungsentwicklung.

Wie bei anderen Wasserpflanzen mit Schwimmblättern kommen Spaltöffnungen bei *Salvinia natans* nur der Oberseite der Luftblätter zu. Eine Epidermiszelle, die über einer großen Luftkammer liegt (Fig. 51) wird zur Mutterzelle des Spaltöffnungsapparates. Sie teilt sich durch eine antikline Wand in zwei Hälften. Die beiden Zellhälften wachsen heran, die Mittellamelle der Halbierungswand klafft in der Mitte auf und es entsteht der Spalt, der eine Verbindung der Luftkammer mit der Außenluft herstellt. Die Tochterzellen werden zu Schließzellen, die jetzt in ihrem Wachstum gegen die angrenzenden Epidermiszellen etwas zurückbleiben, so daß später der ganze Spaltöffnungsapparat in die Epidermis eingesenkt erscheint (Fig. 50, *a*). Die gleichen Vorgänge sehen wir in der Aufsicht aufs Blatt (Fig. 49). Links hat sich

eine Epidermiszelle durch eine Halbierungswand in zwei Hälften geteilt, die Aufspaltung der Mittellamelle hat schon eingesetzt. Größer ist dieser Mittelspalt schon in der rechts gelegenen Epidermiszelle geworden. Bereits die definitive Gestalt hat der Spaltöffnungsapparat in der unteren Partie von Figur 49 und in Figur 50.

B. Wasserblätter.

Bei der Besprechung der ersten Anlagen der Blätter habe ich schon hervorgehoben, daß Luft- wie Wasserblätter mit zweischneidiger Scheitelzelle wachsen; ausdrücklich habe ich auch bemerkt, daß die Wasserblätter diesen Wachstumsmodus dauernd beibehalten. Da die Wasserblattentwicklung der der Achse ähnlich ist, glaube ich mich unter Hinweis auf die Figuren ganz kurz fassen zu können.

Die Wasserblätter der *Salvinia* entspringen in jedem Stammknoten unter dem lateralen Luftblatte und hängen im erwachsenen

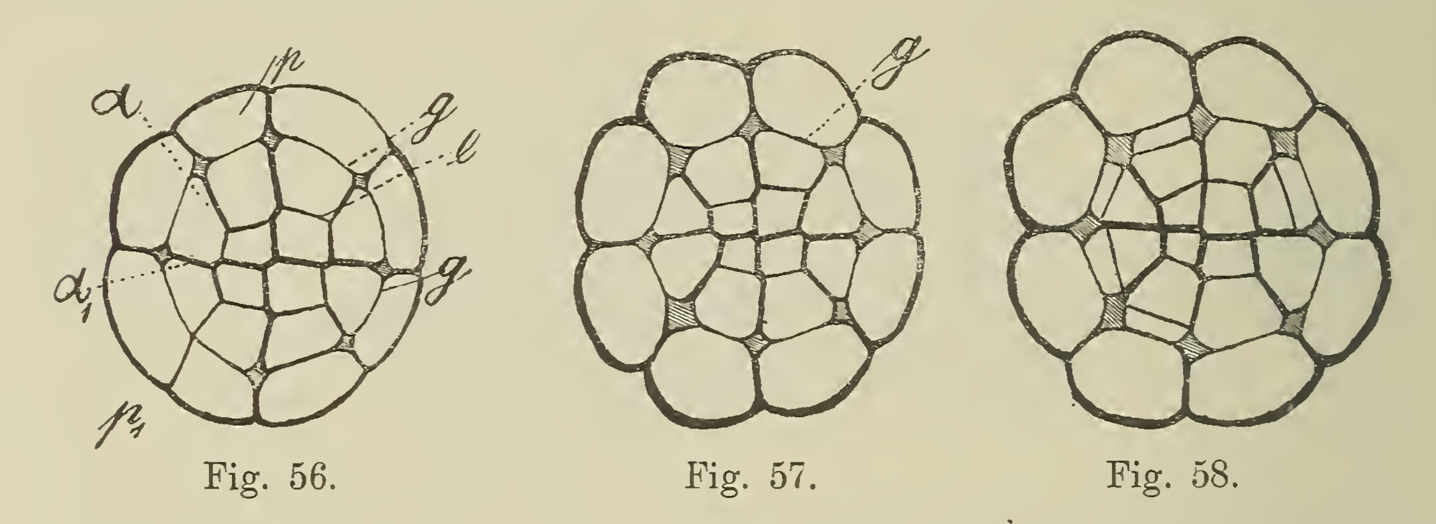


Fig. 56. Fig. 57. Fig. 58.

Zustande ins Wasser herab. Daß es sich um Blattorgane handelt, geht aus ihrer Entwicklungsgeschichte klar hervor. Der Längsschnitt eines solchen Wasserblattes liefert uns ebenso wie beim Stamme zwei Ansichten, eine mit der Zickzacklinie — ich will sie Frontansicht nennen — und eine Seitenansicht (Fig. 64, 65). Die erste Teilung, die jedes Segment in einen dem Scheitel zugekehrten und einen abgekehrten Teil zerlegt, geschieht durch die uns vom Stamme her bekannte Wand *a*. Dann folgen nacheinander auf den Querschnitten die Wände *b* (Fig. 53), *c* (Fig. 54) und *e* (Fig. 55). Wir erhalten auf dem Stammquerschnitt vier zentrale, um das von den Wänden *m* und *b* gebildete Kreuz sich gruppierende, und acht periphere Zellen. Die peripheren werden durch die periklinen *g* weiter zerlegt (Fig. 55—57). Da, wo diese Periklinen auf die Wände *m*, *b* und *c* treffen, entstehen die ersten 8 Interzellularen (Fig. 56—57). Ein tangentialer, parallel *m* durch ein Wasserblatt von der eben geschilderten Entwicklungsstufe geführter Längsschnitt besteht in seinem hinteren Teile (Fig. 64) aus vier Zellreihen, zwei mittleren, den Zellen a a_1 von Figur 56, und zwei peripheren, den Zellen p und p_1 von Figur 56 entsprechenden. Ein nahezu medianer Längsschnitt durch dasselbe Wasserblatt (Fig. 65) zeigt sechs Reihen (Fig. 65, Segment VII) bis acht Reihen

(Fig. 65, Segment I). Durch die Kombination der Figuren 64 und 65 mit den Figuren 52—63 gewinnt man eine Vorstellung über den körperlichen Aufbau und die Entwicklung der Interzellularräume der Wasserblattspitzen. Vom dritten Segment — in der Seitenansicht von der Spitze ab gerechnet — treten diese Lufträume an der Mittelsegmentwand auf (Fig. 64), weit hinten nehmen sie an Umfang zu, verschmelzen schließlich und bilden einen großen einheitlichen Interzellularraum, der die Epidermis vom zentralen

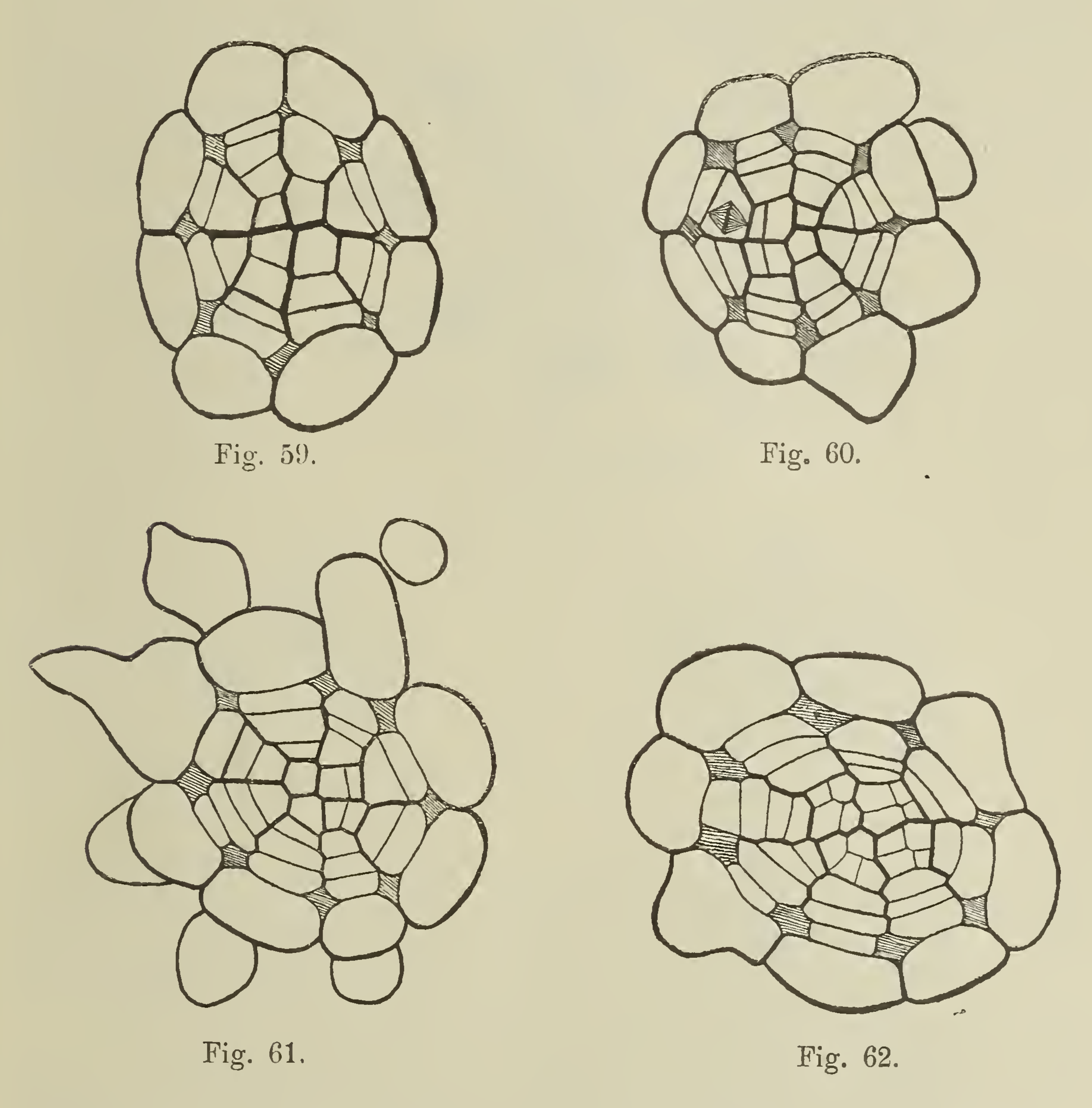


Fig. 59. Fig. 60.

Fig. 61. Fig. 62.

Zylinder des Blattes sondert. Den ersten Schritt zur Vergrößerung der Interzellularen zeigt Figur 58, in Figur 59 sind schon mindestens eine oder zwei Radienzellen ausgebildet. Die weitere Vergrößerung der Lufträume finden wir in den Querschnitten Figur 60—63 veranschaulicht. Die Kernspindel in Figur 60 zeigt, daß das Wachstum der einzelnen Radien in ihrem basalen, d. h. dem Zentrum benachbarten Teile erfolgt. Mittlerweile haben die vier zentralen Zellen begonnen, die Leitbündelentwicklung anzubahnen (Fig. 60—61), zwei von ihnen haben schon Wände aufzuweisen. In Figur 62 besteht der zentrale Bezirk schon aus 16 Zellen. Es wären somit alle Teile des entwickelten Wasserblattes angelegt.

Die Interzellularen erfahren nur noch eine Vergrößerung infolge der Streckung und Teilung von Radien und Epidermiszellen. Der

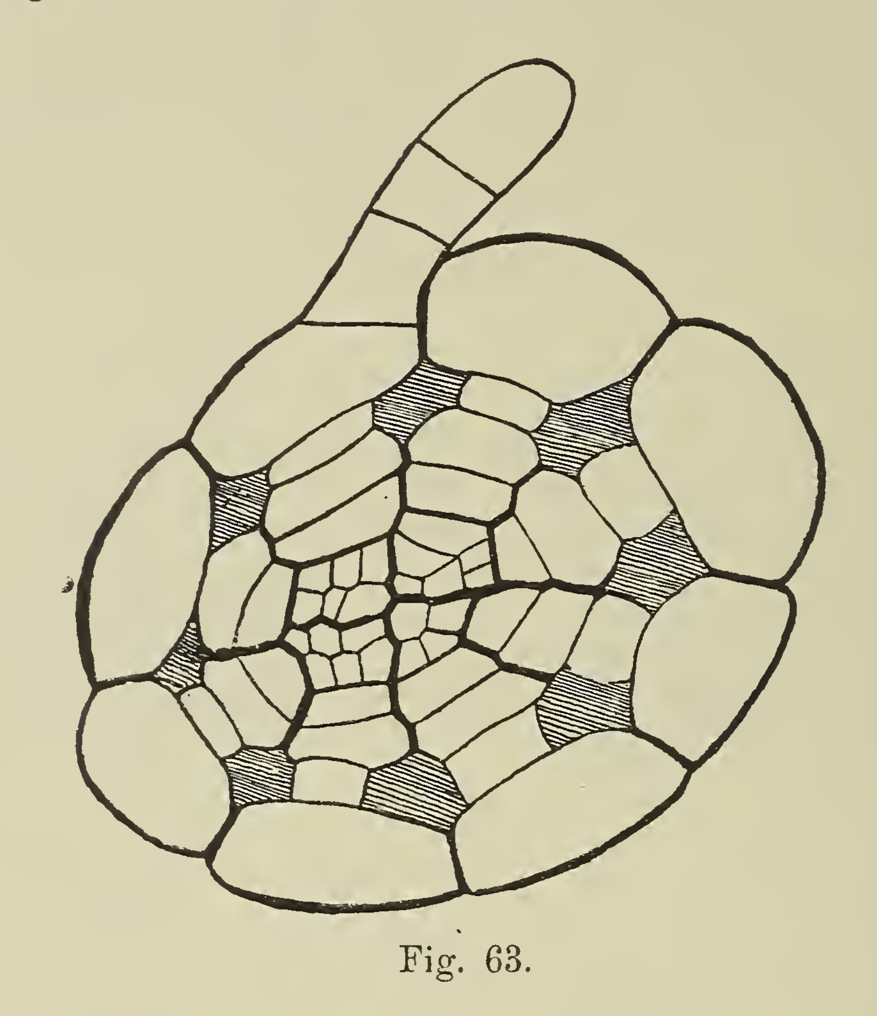
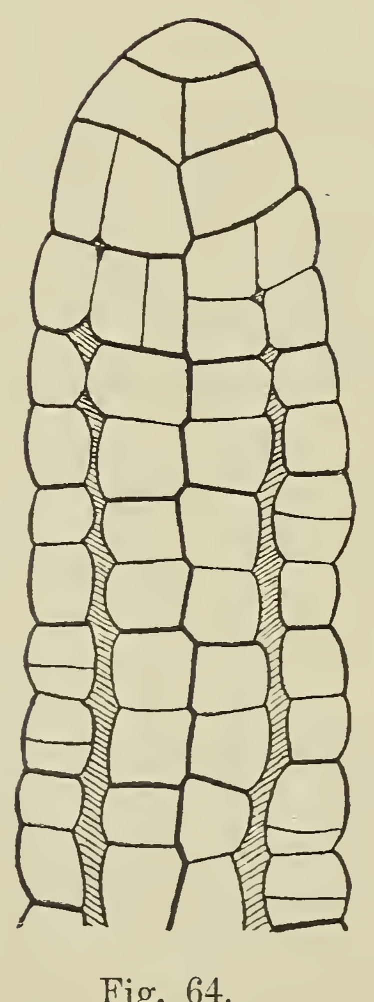
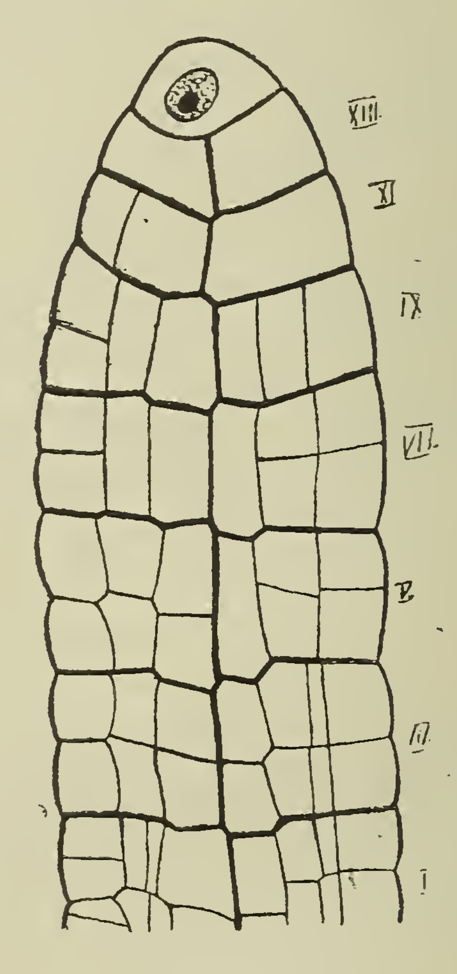


Fig. 63.





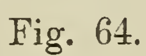


Fig. 64. Fig. 65.

zentrale Prokambiumstrang differenziert sich allmählich zum Leitbündel um (Fig. 63).

Vergleichen wir nun Entwicklung und Ursprung von Luft- und Wasserblättern, so finden wir, daß sie aus gleichwertigen Zellen

am Vegetationspunkte entspringen, anfangs die gleiche Form haben und auch in ihrer weiteren Entwicklung einige gleiche Züge aufweisen — wie Interzellularen- und Radienentwicklung.

Sorusentwicklung.

Bereits Hugo Glück hat in seiner „Sportophyllmetamorphose" (1895. S. 377) darauf hingewiesen, daß die Mikro- und Makrosori von *Salvinia natans* umgewandelte Wasserblattzipfel sind. Ebenso wie bei den Wasserblättern erfolgt das Wachstum bei diesen Zipfeln mit einer zweischneidigen Scheitelzelle. Allein ihre Tätigkeit ist ziemlich beschränkt. Nach Bildung von wenigen Segmenten, etwa 5—7, stellt sie ihr Wachstum ein, und der ursprüngliche Blattzipfel fängt an in die Dicke zu wachsen. Die Anlagen für Mikro- und

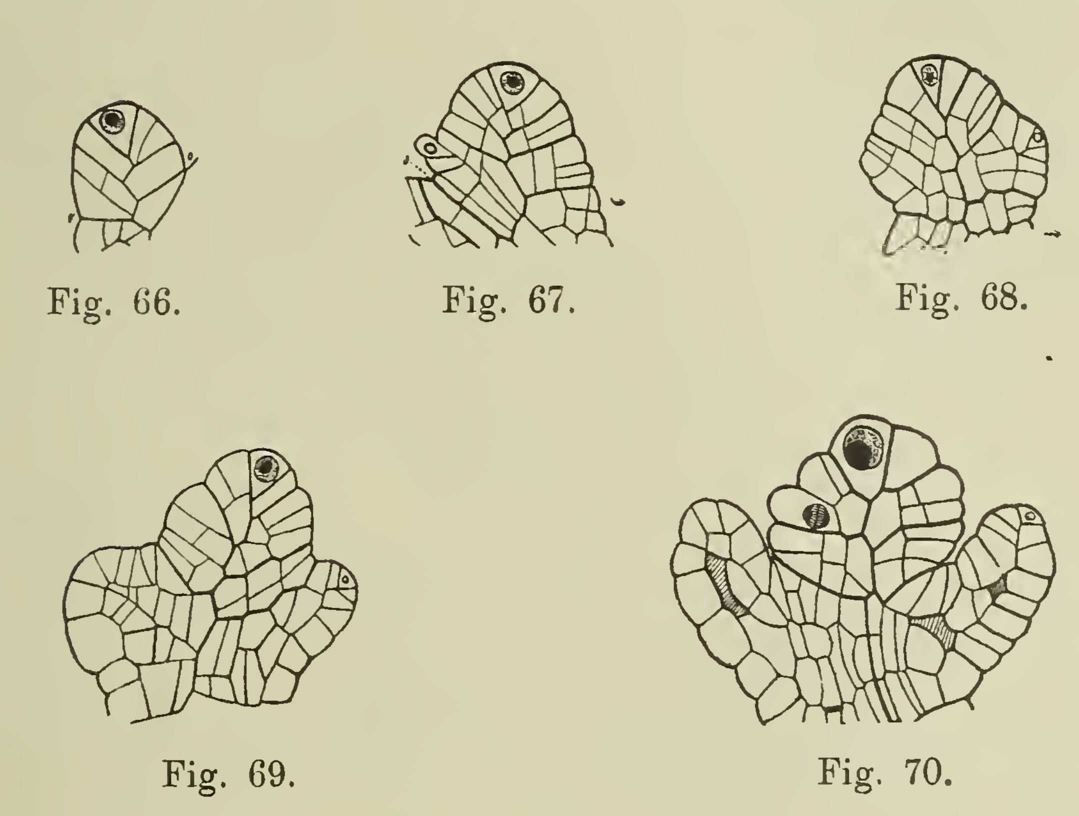


Fig. 66. Fig. 67. Fig. 68.

Fig. 69. Fig. 70.

Makrosori sind gleich, erst auf einem späteren Entwicklungsstadium treten Unterschiede ein. Bei der Darstellung werde ich die Entwicklung eines Makrosorus zu Grunde legen und dann erst auf die Unterschiede der Entwicklung beim Mikrosorus eingehen.

Eine sehr junge Sorusanlage zeigt uns Figur 66. Die zweischneidige Scheitelzelle hat erst fünf Segmente gebildet.[1]) Die Anlage ist von einem jungen Wasserblattzipfel kaum zu unterscheiden. Die Zerlegung der einzelnen Segmente findet in einer Weise statt, welche der der Wasserblattsegmente ähnlich ist. Ziemlich allgemein ist die Wandfolge bedeutend unregelmäßiger. Bald treten zuerst peri-, bald zuerst antikline Wände auf (Fig. 66, 67).

Die Sorusanlage schreitet nach einigen Teilungen im Segment zur Indusiumbildung. Aus den peripheren Zellen der beiden ältesten Segmente entweder in der unteren oder der oberen Segmenthälfte, bildet sich ein Kranz von zweischneidigen Scheitelzellen (Fig. 67,

[1]) Die Segmentwände sind in der Figur stark ausgezogen.

links, 68, 69), die Segmente nach oben und unten abgeben. Die Segmente auf der Unterseite des entstandenen niedrigen Ringwalles wachsen schneller, so daß der Wall, das junge Indusium, sich mehr und mehr aufrichtet. Es ist schwer, im Indusium die Zickzacklinie, die wegen seines Randwachstums mit zweischneidiger Scheitelkante vorhanden sein muß, auf langen Strecken nachzuweisen, da sehr früh schon Interzellularen auftreten. Allmählich stellt die Scheitelzelle des Sorus ihre Tätigkeit ein, die Folge ist, daß das Wachstum in der Längsrichtung der Anlage aufhört; dagegen setzt jetzt das Dickenwachstum ein (Fig. 68). Jedes der älteren Seg-

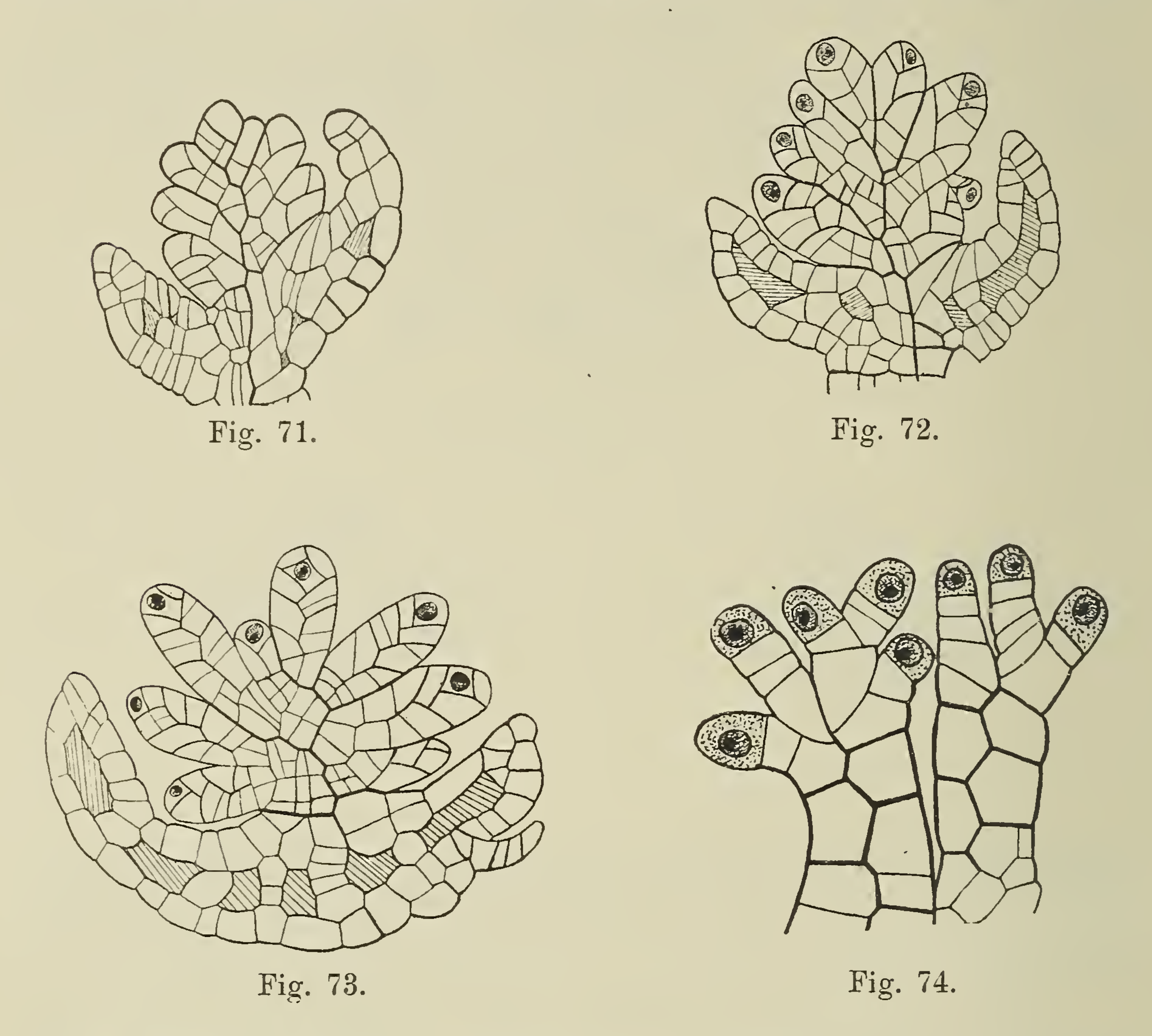


Fig. 71. Fig. 72.

Fig. 73. Fig. 74.

mente liefert auf dem Längsschnitt die Anlagen von zwei Makrosporangien, auf dem Querschnitt von vier, im ganzen sprossen also aus einem Segment etwa acht Makrosporangien hervor. Die jüngeren Segmente und der Scheitel pflegen ungeteilt zu bleiben; allein es trifft diese Regel nicht allgemein zu. Nehmen wir die Zahl der sporangienbildenden Segmente zu 5—6 an und rechnen wir auf jedes 8 Sporangien, so erhalten wir insgesamt 40—48 Makrosporangien für einen Sorus. Wenn der Scheitel und eines der jüngsten Segmente nur 4 Sporangien bilden, erhalten wir im Minimum etwa 32 Makrosporangien. Zählungen ergaben zwischen 32 und 48, durchschnittlich 40 Makrosporangien.

Die Makrosporangien entstehen in der Weise, daß sich aus den peripheren Zellen durch schief verlaufende Wände (Fig. 71)

weischneidige Scheitelzellen bilden. Alsbald beginnen diese ihre Tätigkeit und schneiden abwechselnd nach links und rechts neue Segmente ab (Fig. 72).

Im Indusium haben sich die Interzellularräume über seine ganze Länge ausgedehnt und trennen dieses auf, aber nicht vollständig, sondern es bleiben die beiden einschichtigen Hüllen durch längs verlaufende einschichtige radiale Lamellen verbunden.

Die oben erwähnten Scheitelzellen liefern ungefähr 5—6 Segmente dann stellen sie ihr Wachstum ein (Fig. 73). Die auf diese Weise entstandenen länglichen Gebilde sind, wie uns ihre spätere Entwicklung zeigt, die Makrosporangien. Die 5—6 gebildeten Segmente teilen sich, strecken die einzelnen Zellen und ergeben



Fig. 75.

so den Sporangiumstiel; die Scheitelzelle selbst liefert den Sporenbehälter. Einige von den dargestellten Scheiteln (Fig. 73) sind schon im Begriffe, die Sporangiumwand zu vollenden. Es treten dabei verschiedenartige Teilungen auf. Die weiteren Entwicklungsvorgänge im Makrosporangium sind von Arthur Kundt (1910) beschrieben worden. Im Inneren des Sorus werden die zentralen Zellen durch antikline und perikline und quere Wände anfangs ziemlich regelmäßig zerlegt, doch bald lassen sich die einzelnen Vorgänge nicht mehr genau verfolgen. Die zentralen Zellen werden zur Plazenta, und allmählich geht der Sorus in den entwickelten Zustand (Fig. 76) über. Das Gewebe der Plazenta hat an Umfang und Zellenzahl zugenommen, die einzelnen Makrosporangien sind auseinandergerückt. Die Zellen der Plazenta zeigen gewöhnlich eine Verlängerung in der Richtung auf die Sporangien zu und werden später zu Leitbündelelementen. Das Indusium hat verschiedene Entwicklungsstufen durchgemacht, zuerst stellte es

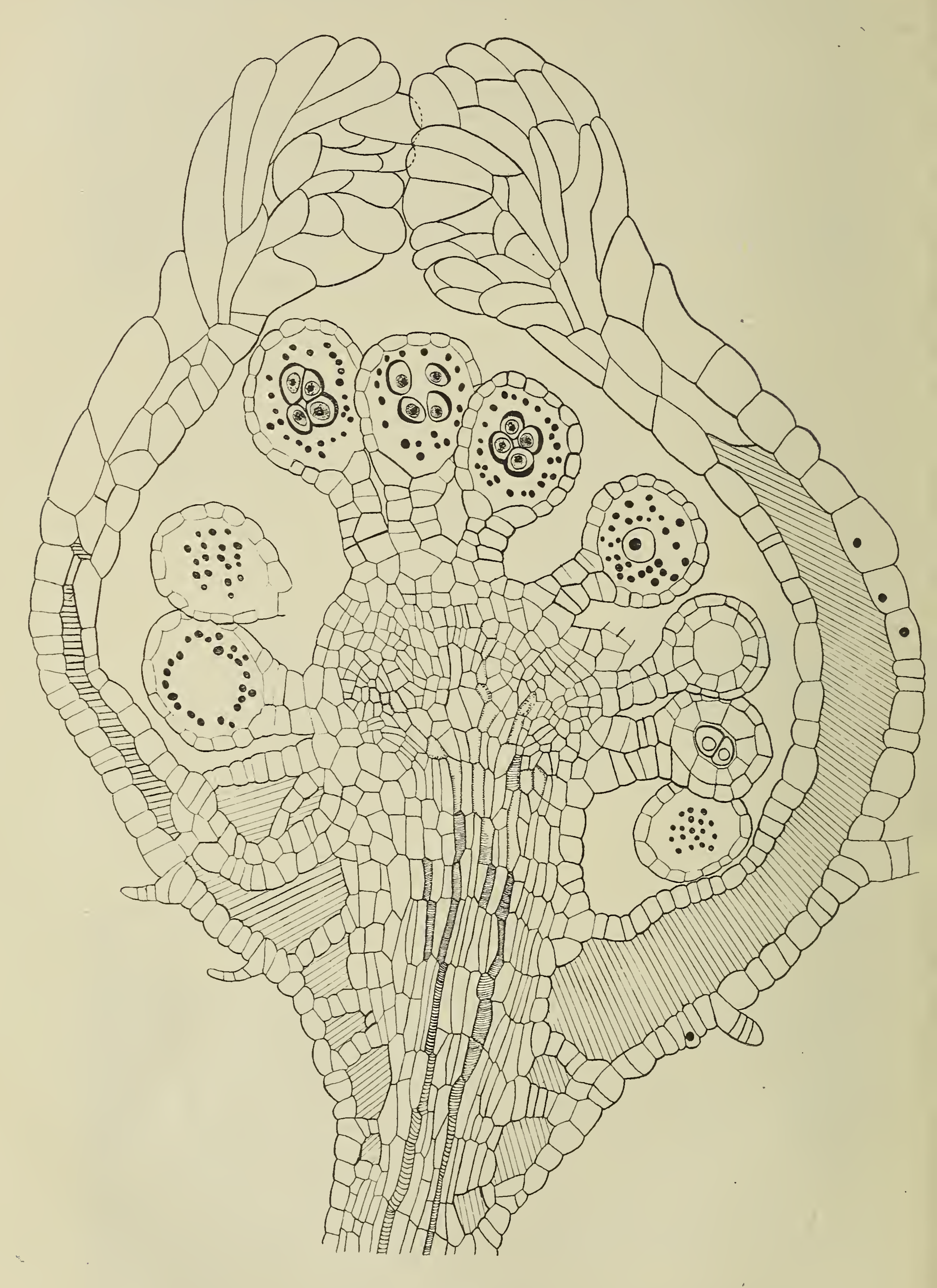


Fig. 76.

einen Napf dar, dieser ging dann in ein krugförmiges Gebilde über, dessen Öffnung sich allmählich verengerte (Fig. 76). Ausdrücklich möchte ich an dieser Stelle hervorheben, daß das Indusium auch später niemals zuwächst, wie es einige Lehrbücher angeben.

Überschauen wir noch einmal die Entwicklung der Makrosporangien, so finden wir, daß aus einem ganzen Segmente meist 8, seltener 4 Makrosporangien gebildet werden, die fast bis zum Ende ihrer Entwicklung mit zweischneidiger Scheitelzelle wachsen und sich nie verzweigen.

Bei den Mikrosporangien liegen die Verhältnisse so, daß zur Zeit der Anlage der Sporangienträger das Segment, aus dem sie entstehen, mehr als 8 periphere Zellen besitzt. Bestimmte Zahlen konnte ich nicht feststellen. Jede dieser peripheren Zellen wächst

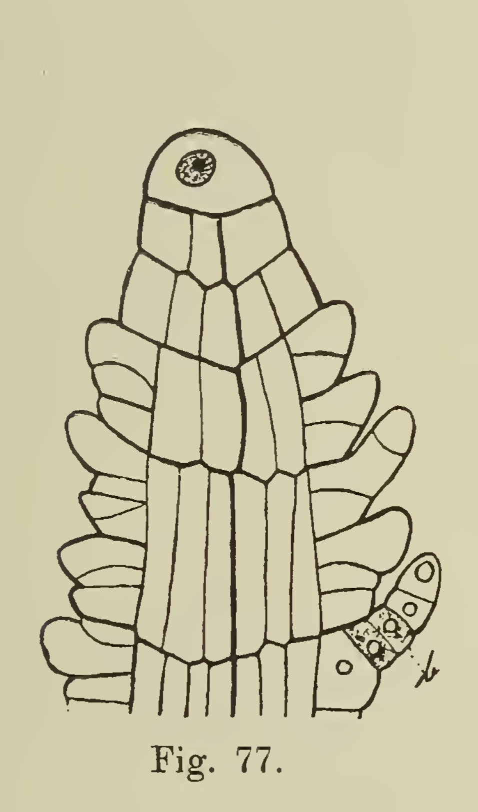
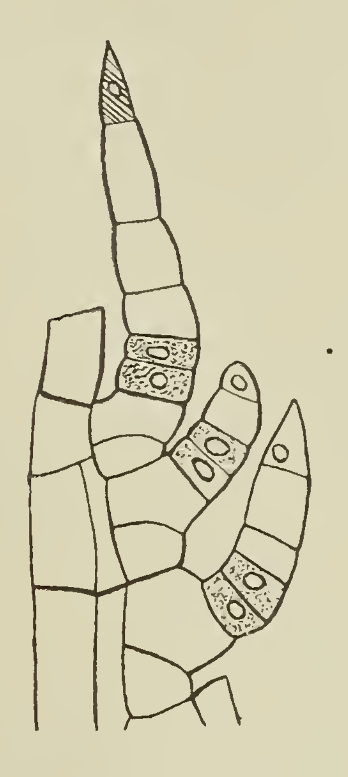


Fig. 77.


Fig. 78.

anfangs auch mit zweischneidiger Scheitelzelle, doch bald geht diese Wachstumsweise verloren und die entstandenen Doppelreihen lösen sich voneinander (Fig. 74). Die Scheitelzelle und die ihr benachbarten Segmente jeder Doppelreihe wachsen zu Zellfäden aus, deren kugelige Endzellen zu Sporenbehältern der Mikrosporangien werden (Fig. 74). Die Mikrosporangienstiele können sich in der von Kundt (1910) bereits beschriebenen Weise verzweigen und neue Mikrosporangien bilden, so daß die Zahl der Mikrosporangien schließlich eine sehr große wird und die der Makrosporangien bedeutend übertrifft.

Charakteristisch ist also für die Mikrosporangien, daß sie in Büscheln angeordnet sind und ihre Stiele nur eine Reihe von Zellen aufweisen. Ein junges Entwicklungsstadium, in dem gerade die ersten Sporangienköpfchen auftreten, stellt die Übersichtsskizze (Fig. 75) dar, auch hier ist der Mikrosorus oben offen.

In der Regel sind die einzelnen Sori eingeschlechtig, sie enthalten entweder nur Mikrosporangien oder nur Makrosporangien.

Allein es finden sich auch Ausnahmen von dieser Regel; so habe ich einmal einen Sorus beobachtet, der Mikro- und Makrosporangien enthielt; ähnliche Angaben finden sich schon bei Pringsheim (1895), Heinricher (1882) und Kundt (1910).

Haarbildungen (Anhang).

Zweierlei Haare treten bei *Salvinia natans* auf; schon Pringsheim hat auf diese Tatsache hingewiesen (1895. S. 327). Die erste Art von Haaren ist nur am Vegetationspunkte und an allen andern embryonalen Teilen der Pflanze vorhanden. Sie dienen zum Schutze der betreffenden Organe und fallen nach vollendeter

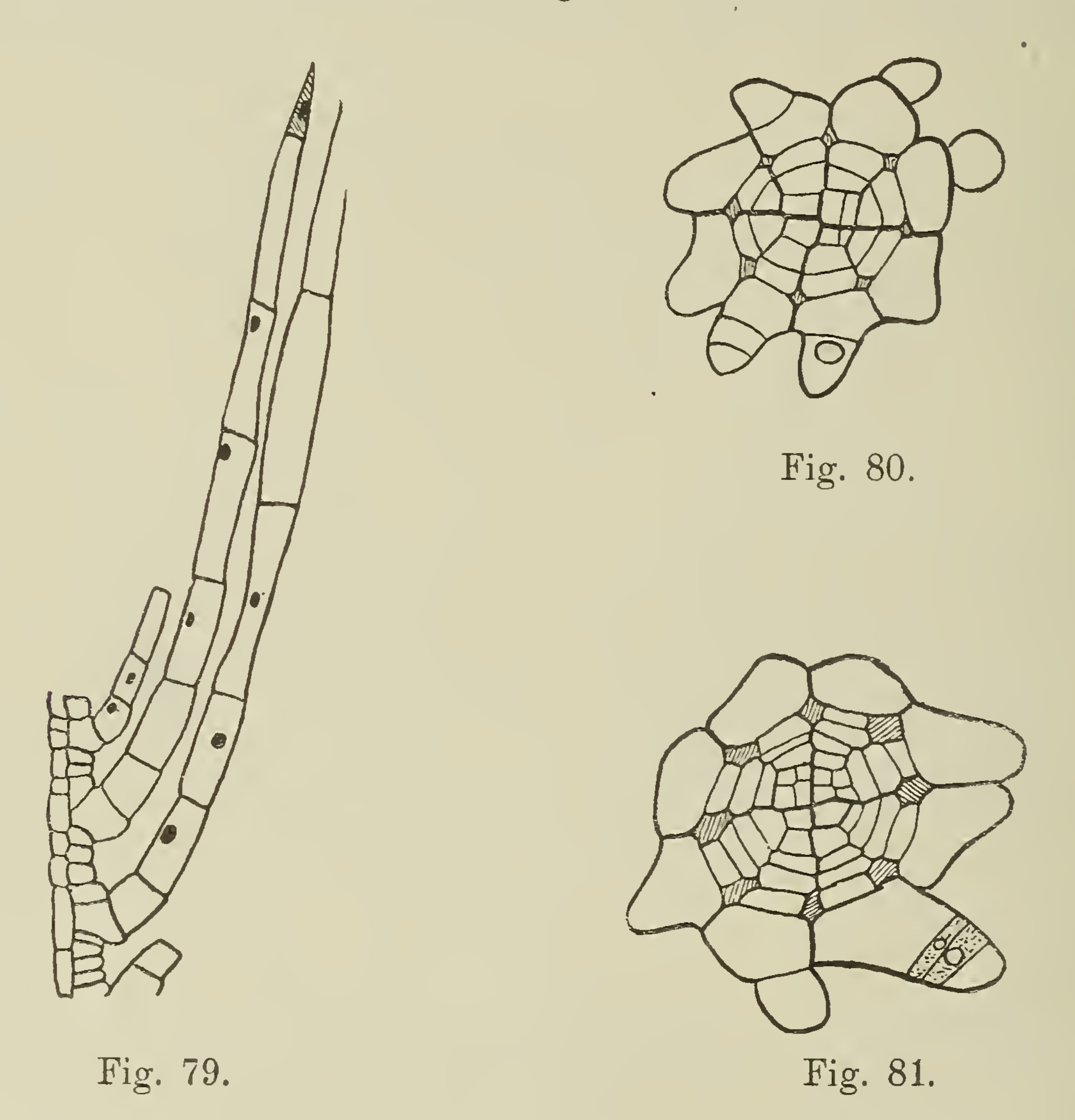


Fig. 80.

Fig. 79. Fig. 81.

Entwicklung derselben bald ab. Ihre Entwicklungsgeschichte ist dieselbe wie die der zweiten Art, die beständig ist und erst mit dem Teile, der sie trägt, zu Grunde geht. Unter diesen beständigen Haarformen haben wir wiederum zweierlei Bildungen zu unterscheiden, die einen schließen mit einer braunen zugespitzten Endzelle ab und stehen einzeln, während die andern in Büscheln angeordnet sind und die braune Endzelle nicht besitzen. Im allgemeinen finden sich an allen untergetauchten Organen zugespitzte Haare, so am Stamm, den Wasserblättern, auf der Unterseite der Luftblätter und auf den Sori. Auf Längsschnitten sieht man aus jedem Segmente eines Wasserblattes nur je zwei Haare herauskommen. Jedes Haar hat seinen Ursprung in einer Epidermiszelle, die jedoch zur Haarbildung nicht vollständig aufgebraucht wird (Fig. 77). Die ganze Epidermiszelle wird durch eine schiefe Wand

in zwei Teile zerlegt, wovon der eine das Haar bildet, der andere dagegen hiervon vollständig unberührt bleibt. Die das Haar bildende Schwesterzelle wölbt sich etwas vor, bildet einen kleinen Zipfel, der durch eine Querwand abgeschnitten wird und die erste Haarzelle darstellt. Das Wachstum dieser Haare ist auf ihre Basis lokalisiert, es ist also intercalar. Die basale Zelle zeichnet sich vor allen andern Zellen des Haares durch ihr dichtes Protoplasma und ihren großen Kern aus. Sie teilt sie quer, die Tochterzellen wachsen zur normalen Zellgröße heran und dann teilt sich die basale von neuem.[1]) Nach etwa 4—5 Teilungen (Fig. 78) tritt in der Wand der Spitzenzelle die braune Färbung auf; ihr Kern läßt sich dann noch nachweisen. Schließlich brauchen sich bloß noch die einzelnen Zellen des Haares zu strecken, um die normale Haarform zu ergeben (Fig. 79). Mittlerweile hat die Epidermis neue Zellen eingeschoben, die dann auch ihrerseits Haare bilden. Damit hört die anfangs regelmäßige Verteilung der Haare auf. Im Querschnitte eines Wasserblattes fallen die haarbildenden Zellen durch ihre stark nach außen gewölbten Wände und den dichten Inhalt auf (Fig. 58).

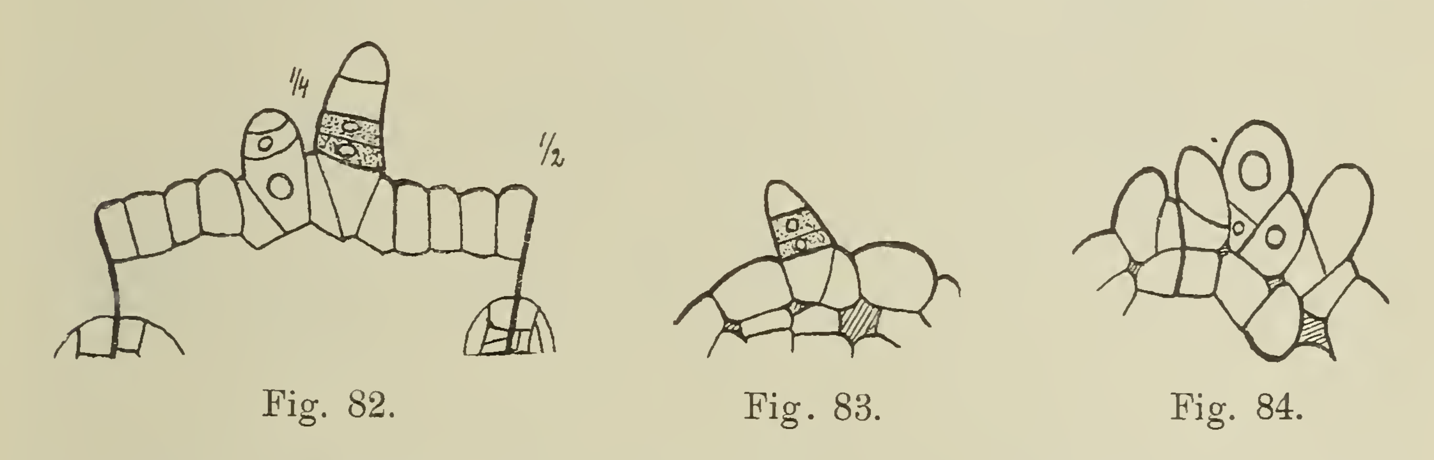


Fig. 82. Fig. 83. Fig. 84.

Sie bilden Papillen in der Weise, wie wir es schon am Längsschnitte sahen und liefern durch Wandbildung die erste Haarzelle (Fig. 80). Daß allein auch der basale Teil Träger des Wachstums ist, geht auch aus den Querschnitten hervor (Fig. 81). In gleicher Weise verläuft die Haarbildung am Stamm und Sorus.

Auf der Unterseite der Luftblätter sitzen die eben beschriebenen Haare mit den braunen zugespitzten Enden, auf der Oberseite dagegen befinden sich gewöhnlich die Haarbüschel. Diese bestehen aus vier Haaren und sitzen auf einer emporgehobenen Papille der Epidermis. Offenbar dienen diese büscheligen Haare dazu, die Oberfläche der Blätter für Wasser unbenetzbar zu machen, wovon man sich leicht durch Untertauchen der Luftblätter überzeugen kann. Die Haare der Unterseite gehen aus einer Epidermiszelle, die an einen Interzellularraum grenzt, hervor. Es tritt in ihnen die uns bekannte schiefe Wand auf, dann wölbt die Zelle einen Zipfel vor, der zum Haargebilde wird (Fig. 84). Durch intercalares Wachstum wächst dieses Gebilde in die Länge und bildet in der schon oben geschilderten Weise ein Haar mit brauner Spitze aus (Fig. 83).

[1]) In den einzelnen Figuren habe ich die basale Wachstumszone punktiert gezeichnet.

Bei der Verteilung der Haare auf der Oberseite der Blätter wird eine größere Ordnung eingehalten. Auf dem Luftblattquerschnitte sind die Haarbüschel nach meinen Darlegungen über die Luftblattentwicklung in den medianen Segmenten am zentralen Mittelspalt zu suchen. Hier treten die Haare (Fig. 29, 30) nur an den Mittelsegmentwänden auf und immer sind nur je zwei getroffen. Sie zeigen die gleiche Entwicklung wie die oben geschilderten. Der Blattlängsschnitt trifft ebenfalls nur zwei Haare eines Büschels von vieren. Ihre Entstehungsorte sind gewöhnlich die Viertelsegmentwände. Die Haarreihen wechseln also mit den primären und sekundären seitlichen Leitbündeln ab (Fig. 82). Während die Haare auf der Blattunterseite sich schon früh bilden, treten die Haarbüschel der Oberseite erst etwa in dem durch Figuren 29 und 30 illustrierten Entwicklungsstadinm auf, also erst dann, wenn der Mittelspalt weiter wird.

Dritter Teil.

Verzweigung von Achse und Wasserblättern.

Pringsheim (1895. S. 326 und 348) versuchte die Frage der Achsenverzweigung zu lösen, allein er war nicht imstande, wie er selbst sagt, „die Entwicklung der Knospen mit völliger Sicherheit auf die erste für sie bestimmte Zelle zurückzuführen". Weiter fährt er fort: „Gewiß ist nun, daß an jedem Knoten eine Knospe entsteht und daß diese, wenn man in der Entwicklung fortgeschrittene Knoten untersucht, in dem Raume zwischen Wasserblatt und dem äußeren Luftblatt liegt" (S. 326). Diese Ansicht kann ich nur bestätigen; es war mir auch möglich, die Initiale für den Seitensproß genau festzustellen. Jeder Querschnitt durch einen Stammknoten (Fig. 17) zeigt neben den drei uns bereits bekannten Blattanlagen als viertes Organ die Anlage für den Seitenzweig. Verwendet wird für diese die Zelle V (Fig. 17), die an die Horizontalwand (*b*) und die Wand *c* grenzt und gewöhnlich vom Wasserblatte (*W*) nur durch eine Zelle getrennt ist. Da nun die Blätter der aufeinanderfolgenden Knoten des Salviniastämmchens miteinander alternieren und die Blattorgane an den aufeinanderfolgenden Knoten abwechselnd rechts und links zu stehen kommen, so wechselt natürlich auch die Anlage der Seitenachse ihre Lage. Immer entspringt sie in dem Raume zwischen dem lateralen Luftblatte und dem ventralen Wasserblatte und steht zusammen mit letzterem abwechselnd rechts und links an der Achse. Die aus dieser hervorgehenden Seitenzweige weichen in keiner Weise von dem Hauptsproß ab, sie durchlaufen auch die gleiche Entwicklung.

Im „seitlichen" Längsschnitte der Achse (Fig. 85, 86) finden wir die aus dem Querschnitte uns bekannte Anlage des Seitenzweiges ebenfalls zwischen dem äußeren Luftblatte (s_2) und dem ventral gelegenen Wasserblatte (*W*) wieder. Sie entspringt hier

(Fig. 85, 86) unter der Horizontalwand *b*, hart an der Ansatzstelle des Wasserblattes. Ebenso wie die anderen Glieder jedes Salvinia-knotens erstreckt sich jede Seitenzweiganlage auch nur über die Länge eines Viertelsegmentes (Fig. 86). Jede Seitenzweiginitiale läßt aus sich durch die uns bekannten schiefen Wände eine zwei-

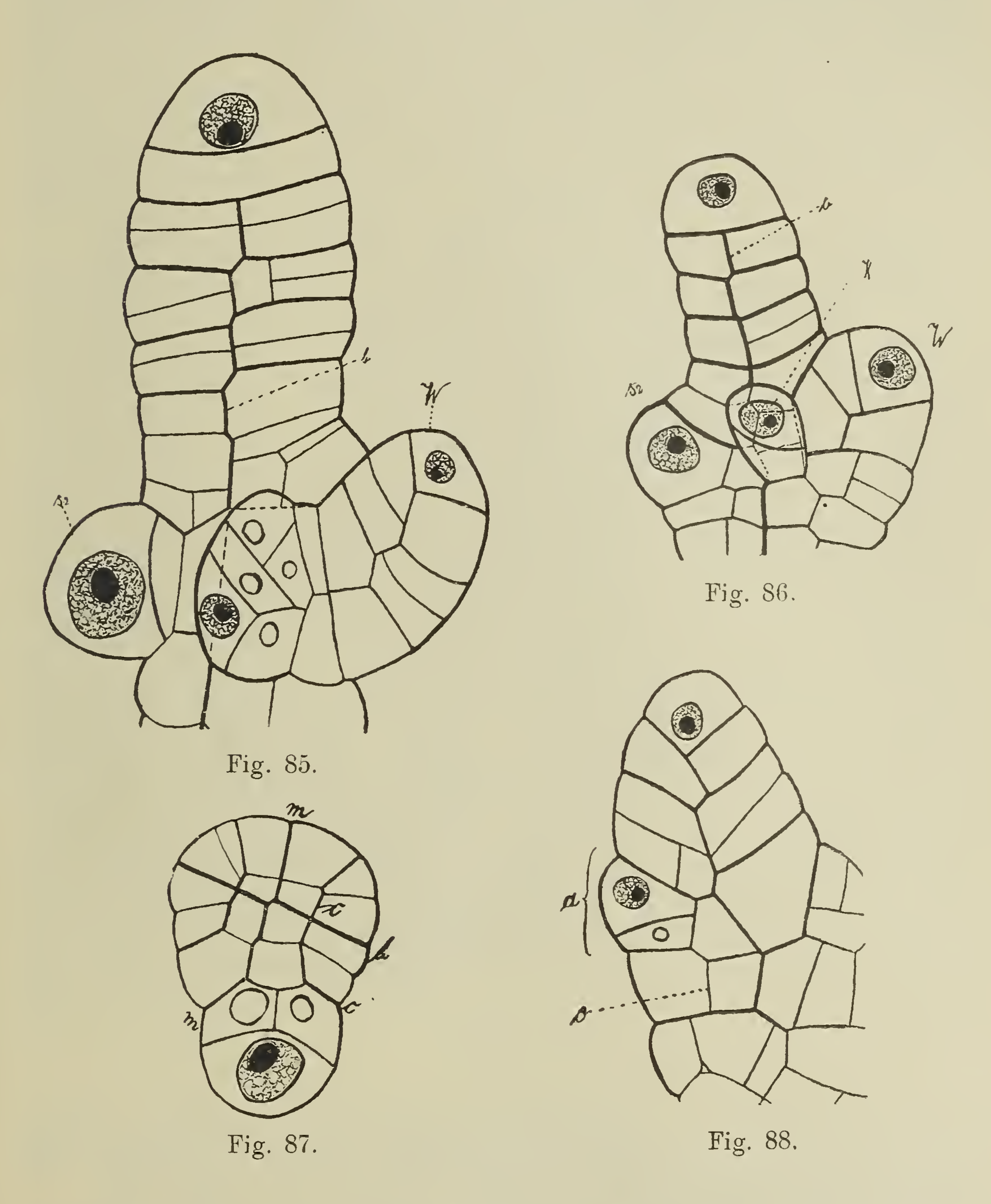


Fig. 85. Fig. 86. Fig. 87. Fig. 88.

schneidige Scheitelzelle hervorgehen. Figur 86 stellt den ersten Schritt zur Scheitelzellbildung dar, während in Figur 85 die neue Scheitelzelle der Seitenknospe schon drei Segmente abgeschnitten hat. Demnach erfolgt das Wachstum der Seitenzweige wie bei den übrigen Organen mit einer zweischneidigen Scheitelzelle. Die Schneide dieser Scheitelzelle ist senkrecht zur Achse des Stammes gestellt; sie ist also ebenso wie bei den Luft- und Wasserblättern

orientiert (Fig. 18). Nach zwei Seiten schneidet die Scheitelzelle neue Segmente ab, deren Seitenansicht wir im Querschnitte erhalten müssen (Fig. 18, *V*). Die weitere Entwicklung dieser Seitenorgane ist dieselbe wie die der Hauptachse, die ich im ersten Teil der Arbeit beschrieben habe. Die anfangs senkrecht aus der Achse hervorkommenden Seitensprosse ändern bald ihre Richtung und legen sich der Achse an. Die so erhaltenen primären Zweige — Figur 85 stellt einen solchen dar — können sich nach dem-

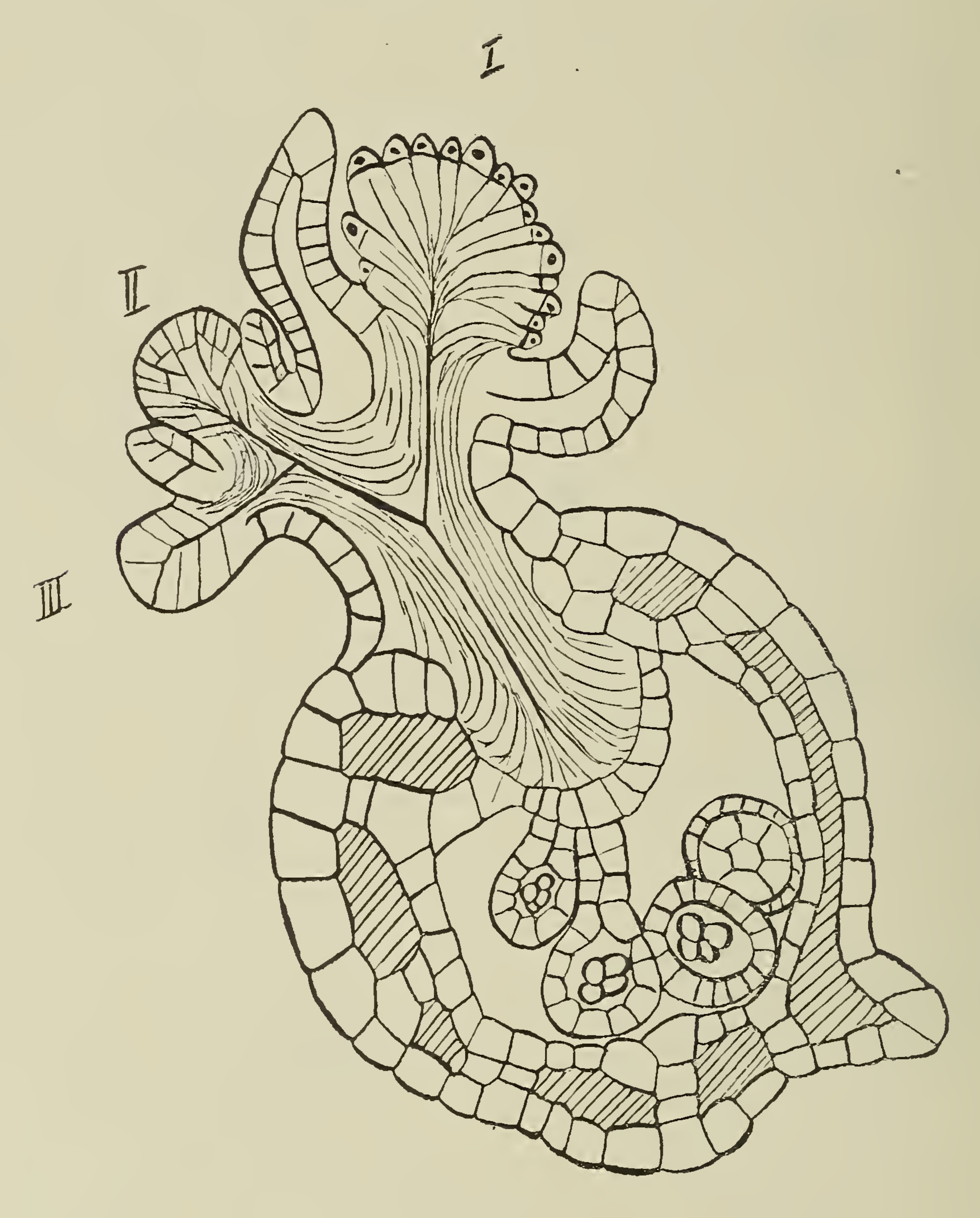


Fig. 89.

selben Modus wieder verzweigen und liefern die sekundären Zweige. In Figur 86 ist der primäre Seitenzweig gerade im Begriff, die Anlage eines sekundären zu bilden.

Während natürlich bei den Luftblättern von einer Verzweigung überhaupt nicht die Rede sein kann, tritt diese in um so ausgiebigerem Maße bei den Wasserblättern auf. Das ganze Wasserblatt ist in zahlreiche Fasern zerlegt. Stimmen die Wasserblätter in ihrer Entwicklung und ihrem Bau vollständig mit dem Stamme überein, so zeigt ihr Verzweigungsmodus einige Abweichungen. Schon in einem sehr frühen Entwicklungszustande schreiten die

Wasserblätter zur Verzweigung. Gleich nach Bildung der ersten periklinen Wände hat jede der peripheren Zellen die Fähigkeit, eine Verzweigung zu liefern. Ein Querschnittsbild eines Wasserblattes mit Zweig stellt Figur 87 dar, es geht hier der neue Wasserblattzipfel aus jener peripheren Zelle hervor, die zwischen der Bogenwand (*c*) und Hauptwand (*m*) gelegen ist. Die Schneide der neu sich bildenden zweischneidigen Scheitelzelle ist auch hier senkrecht zur Achse des Wasserblattes orientiert. Der horizontale Längsschnitt durch einen Blattzipfel (Fig. 88) mit der uns bekannten Zickzacklinie zeigt eine ähnliche Initiale (*a*) zwischen der Bogenwand (*c*) und der Horizontalwand (*b*), in der Längsrichtung reicht sie von der Haupt- zur Mittelsegmentwand, nimmt also die Hälfte eines Segmentes ein.

Die jungen Salviniakeimpflanzen pflegen nur vegetative Wasserblattzipfel auszubilden. Solche, die sich in die Sori umwandeln, werden erst später angelegt, etwa in den Monaten Juni, Juli. Untersucht man einen fertigen Sorusknäuel näher, so zeigt sich, daß es ein wickelförmiges Sympodium darstellt, etwa wie die Blüten der Borraginaceen. Auf fünf bis acht vegetative Zipfel folgt im Wickel selbst der erste zu einem Makrosorus umgebildete Blattzipfel. In seltenen Fällen habe ich zwei Makrosori beobachtet, alle übrigen Blattzipfel werden durchweg in Mikrosori umgewandelt. Außer diesen einfachen Wickeln finden sich auch Doppelwickel, allein dies ist der seltenere Fall. Auf Mikrotomschnitten läßt sich die wickelige Verzweigung nur schwer nachweisen, da ja die einzelnen Sori nicht in einer Ebene liegen. Sollen solche Schnitte auch nur ein einigermaßen brauchbares Resultat ergeben, so müssen ganz junge Wickel getroffen sein. Ein etwas schematisiertes mikroskopisches Bild eines Wickels ist Figur 89. Der Makrosorus ist seitlich angeschnitten, an seinen Stiel setzt sich der erste Mikrosorus, an dessen Stiel wiederum der zweite Mikrosorus und endlich an den Stiel vom zweiten Mikrosorus der jüngste Zipfel, der noch vollständig unausgebildet ist. Die Verzweigung erfolgt in der gleichen Art wie in Figur 88. Es bildet sich an der Seite des ersten Zipfels eine Zelle *a* zur Initialen für den zweiten Zipfel aus und an dessen Seite wiederum die Initialen für den dritten Zipfel und so fort.

Zusammenfassung.

Der Stamm von *Salvinia natans* wächst mit zweischneidiger Scheitelzelle, deren Schneide senkrecht zur Wasserfläche steht. Er zerfällt in Knoten und Internodien, je ein Viertelsegment liefert den Knoten, je $^{5}/_{4}$ Segmente das Internodium. Im Knoten bilden je vier periphere Zellen die Initialen für die beiden Luftblätter, das Wasserblatt und den Zweig. Diese Seitenorgane haben alle Wachstum mit zweischneidiger Scheitelzelle, deren Schneide senkrecht zur Achse steht. Bei den Luftblättern bilden die ventralen

Hälften jedes Segmentes neue zweischneidige Scheitelzellen, von denen aus die Blattspreite gebildet wird. Die Leitbündel der Spreite entstehen im Zusammenhang mit der Segmentierung. Eine ähnliche Beziehung zur Segmentierung zeigt sich bei der Ausbildung der Interzellularen, der Spaltöffnungen und der Haare, vor allen Dingen der Haarbüschel der Oberseite. Die Haare haben basales Wachstum und stehen gewöhnlich in der Nähe eines Luftraumes. Mit Ausnahme der Haare der Büschel der Luftblattoberseite sind alle Haare im Besitze einer braunen Spitze.

Die Sori sind metamorphosierte Wasserblattzipfel, sie wachsen wie diese mit zweischneidiger Scheitelzelle. Zur Bildung des Indusiums treten in den basalen Segmenten des Zipfels neue Initialen auf, wahrscheinlich auch zweischneidige Scheitelzellen. Das Indusium wächst an seiner Spitze nicht zu. Die Verzweigung tritt beim Wasserblatt sehr früh auf. Jede der acht peripheren Zellen kann den Seitenzweig liefern. Im Längsschnitt erstreckt sich die Zweiginitiale über die Länge eines halben Segmentes. Die Sori stehen in Wickeln. Der älteste Sorus (selten auch der zweite) ist ein Makrosorus, die übrigen sind Mikrosori.

Erklärung der Textfiguren.

Fig. 1. Körperliche Darstellung der Entwicklung der Achse kombiniert aus Quer- und Längsschnittbildern. *a.* junges Stadium. *b.* älteres Stadium.

Fig. 2. Horizontaler Längsschnitt durch die Achse von *Salvinia.* Vergr. 370.

Fig. 3. Seitenansicht des Vegetationskegels mit der Horizontalwand *b*, s_2 laterales Luftblatt. Vergr. 370.

Fig. 4. Querschnitt durch die Scheitelzelle der Achse. Vergr. 430.

Fig. 5. Querschnitt der Achse. *m* Mediane (Querschnitt der Zickzackfläche), *b b* Horizontalwand, *c* Bogenwand. Vergr. 430.

Fig. 6. Querschnitt der Achse. *m* Mediane, *b b* Horizontalwand, *c* Bogenwände, *e* Wände, durch welche die Abtrennung des zentralen Bezirkes bewirkt wird. Vergr. 430.

Fig. 7. Querschnitt durch eine weiter entwickelte Achse. b_1, b_2, b_3 Radienzellen, Interzellularen schraffiert. Vergr. 430.

Fig. 8. Querschnitt der Achse mit Interzellularen. Näheres im Text. Vergr. 430.

Fig. 9. Schnitt durch eine fast ausgebildete Achse. *e* die Endodermis liefernden Zellen. Median- und Horizontalwand sind stark ausgezeichnet. Vergr. 430.

Fig. 10. Zentraler Teil der Achse quer geschnitten. *e* Endodermis-Zellen, *h* Tracheïden, *b* Basalzellen der Radien, *s* Siebröhren. In die Parenchymzellen sind die Kerne eingezeichnet. Vergr. 430.

Fig. 11. Längsschnitt durch die Achse parallel der Medianen. s_2, r_2 Luftblätter, *W* Wasserblatt, K_1, K_2, K_3 Knoten, J_1, J_2, J_3 Internodien. Vergr. 370.

Fig. 12. Schema eines Vegetationspunktes (Ansicht von oben) für die Darstellung der Lage der Knoten, Internodien und der Verteilung der Blätter.

Fig. 13. Längsschnitt durch den zentralen Teil des Stammes. Vergr. 430.

Fig. 14. Horizontaler Längsschnitt des Vegetationspunktes. r_2 Anlage für das mediane, s_2 Anlage für das laterale Luftblatt. Vergr. 370.

Fig. 15. Längsschnitt der Achse parallel der Medianen (etwas seitlich von ihr). r_2 medianes Luftblatt mit den beiden ersten Wänden, die zur Bildung der zweischneidigen Blattscheitelzelle führen, *W* Wasserblatt. Der untere Teil des Schnittes ging schief. Vergr. 370.

Fig. 16. Seitenansicht des Vegetationspunktes mit den beiden übereinanderliegenden Blättern. s_2 laterales Luftblatt und *W* Wasserblatt. Vergr. 370.

Fig. 17. Querschnitt durch einen Stammknoten. *cc* die beiden Bogenwände, r_2 medianes Luftblatt, s_2 laterales Luftblatt, *V* Seitenzweig, *W* Wasserblatt. Vergr. 430.

Fig. 18. Querschnitt durch einen weiter entwickelten Knoten mit den vier Seitenorganen. Vergr. 430.

Fig. 19. Stammquerschnitt mit medianem Luftblatt und Wasserblatt, Ansatz des Wasserblattes. Vergr. 430.

Fig. 20. Aufsicht auf den Vegetationskegel mit zwei aufeinanderfolgenden Knoten. *KI* jüngster Knoten mit r_2 dem medianen und s_2 dem lateralen Luftblatt; *KII* der ältere Knoten mit s_2 dem lateralen und r_2 dem medianen Luftblatt, das dem Vegetationskegel anliegt. Vergr. 370.

Fig. 21. Querschnitt durch ein junges Luftblatt. Vergr. 430.

Fig. 22. Luftblatt-Querschnitt. Bildung der sekundären Scheitelzellen. Vergr. 430.

Fig. 22a. Uebersicht eines Stammquerschnittes. *A* Achse, *L* Luftblätter, *W* Wasserblätter. Oben ein Teil von zwei entfalteten Luftblättern.

Fig. 23. Körperliche Darstellung eines jungen Luftblattes (Schema)..Vergr. 430.

Fig. 24. Querschnitt eines Luftblattes mit fünf sekundären Segmenten in jeder Blatthälfte. Vergr. 430.

Fig. 25. Querschnitt eines Luftblattes mit sechs sekundären Segmenten in jeder Blatthälfte. Auftreten der Interzellularen. Vergr. 430.

Fig. 26. Querschnitt eines Luftblattes mit neun Segmenten in jeder Blatthälfte; Anlage des Hauptleitbündels. Vergr. 430.

Fig. 27. Querschnitt eines Luftblattes, in der rechten Hälfte 14, in der linken 13 Segmente. Der Schnitt stammt von einer älteren Pflanze. Vergr. 430.

Fig. 28. Querschnitt durch ein Luftblatt einer älteren Pflanze. In der linken Blatthälfte 17, in der rechten 16 Segmente. Die Interzellularen sind größer geworden. Vergr. 430.

Fig. 29. Querschnitt durch ein Luftblatt einer älteren Pflanze. Verteilung der Interzellularen, Zerlegung der Segmente. Vergr. 430.

Fig. 30. Fast ausgewachsenes Luftblatt im Querschnitt. Interzellularenentwicklung. Vergr. 430.

Fig. 31. Körperliche Darstellung eines ganzen (vorn) und zweier halben primären Segmente (hinten), die durch die entstandenen sekundären Blattsegmentwände zerlegt sind.

Fig. 32. Luftblatt längs geschnitten. Vergr. 370.

Fig. 33. Luftblattlängsschnitt. Anlage der ersten Interzellularen und des Hauptleitbündels längs der primären Zickzacklinie. Vergr. 650.

Fig. 34. Längsschnitt durch den mittleren Teil des Luftblattes. Vergr. 370.

Fig. 35. Luftblatt parallel dem Boden der ventralen Rinne längsgeschnitten. Vergr. 370.

Fig. 36. Längsschnitt durch die beiden Seitenlappen des Luftblattes. Entstehung der seitlichen Leitbündel an den Segmentgrenzen. Vergr. 650.

Fig. 37—41. Flächenschnitte des Luftblattes. Interzellularentwicklung. Vergr. 650.

Fig. 42. Flächenschnitte durch ein fast ausgewachsenes Luftblatt. Vergr. 175.

Fig. 43. Längsschnitt des Luftblattes senkrecht zur Fläche. Entstehung der seitlichen Gefäßbündel, die durch den Schnitt quer getroffen werden. Vergr. 650.
Fig. 44. Entwicklung der seitlichen Gefäßbündel. Vergr. 650.
Fig. 45. Entwicklung der seitlichen Gefäßbündel. Vergr. 650.
Fig. 46. Blattlängsschnitt. Ursprung des Seitenbündels aus dem Hauptleitbündel. Vergr. 650.
Fig. 47. Seitenleitbündel längs geschnitten. Vergr. 370.
Fig. 48. Übersicht über den Leitbündelverlauf im Blatt.
Fig. 49. Flächenschnitt von der Oberseite des Luftblattes. Spaltöffnungsentwicklung. Vergr. 300.
Fig. 50. Spaltöffnungen. Vergr. 300.
Fig. 50a. Spaltöffnung quer nach Haberlandt (1887). Vergr. 580.
Fig. 51. Spaltöffnungsentwicklung im Querschnitt. Luftraum schraffiert. Vergr. 700.
Fig. 52—63. Wasserblattentwicklung im Querschnitt. Vergl. Text. Vergr. 650.
Fig. 64. Wasserblatt im tangentialen Längsschnitt. Interzellularen schraffiert. Vergr. 650.
Fig. 65. Wasserblatt im radialen Längsschnitt. Vergr. 650.
Fig. 66. Jüngster Sorus. Vergr. 160.
Fig. 67. Sorus. Anfang der Indusiumbildung. Vergr. 160.
Fig. 68. Sorus, Indusium etwas älter. Vergr. 160.
Fig. 69. Sorus älter. Die Indusiumanlage erhebt sich. Vergr. 160.
Fig. 70. Makrosorus. Aufteilung der Segmente, Interzellularenbildung im Indusium. Vergr. 160.
Fig. 71. Makrosorus zur Zeit der ersten Anlage der Makrosporangien. Vergr. 160.
Fig. 72. Makrosorus mit weiter entwickelten Makrosporangien. Vergr. 160.
Fig. 73. Makrosorus mit Makrosporangien. Vergr. 160.
Fig. 74. Primäre Verzweigung im Mikrosorus. Vergr. 370.
Fig. 75. Mikrosorus in fast entwickeltem Zustande. Vergr. 160.
Fig. 76. Übersichtsbild eines Makrosorus. Vergr. 160.
Fig. 77. Haarentwicklung auf einem Wasserblattlängsschnitt. Erste Anlage der Haare. Vergr. 370.
Fig. 78. Haarentwicklung auf dem Wasserblattlängsschnitt. Haare halb entwickelt. Vergr. 370.
Fig. 79. Haare in fast entwickeltem Zustande. Die braune Spitze ist schraffiert gezeichnet. Vergr. 110.
Fig. 80. Haarentwicklung auf dem Wasserblattquerschnitt. Vergr. 370.
Fig. 81. Älteres Stadium der Haarentwicklung auf dem Wasserblattquerschnitt. Vergr. 370.
Fig. 82. Haarbüschelentwicklung auf dem Längsschnitte des Luftblattes, Oberseite. *1* die Haupt-, $^1/_4$ die Viertel-, $^1/_2$ die Halbsegmentwand. Vergr. 370.
Fig. 83. Luftblatt quer, Haarentwicklung auf der Blattunterseite. Vergr. 650.
Fig. 84. Luftblatt quer, Haarentwicklung auf der Blattunterseite. Vergr. 370.
Fig. 85. Verzweigung der Achse auf einem seitlichen Längsschnitt. *W* Wasser-, s_2 Luftblatt, dazwischen die Seitenknospe. Vergr. 650.
Fig. 86. Verzweigung der Achse auf einem seitlichen Längsschnitt. s_2 Luftblatt, *W* Wasserblatt, *K* Seitenknospe. Vergr. 650.
Fig. 87. Wasserblattverzweigung im Querschnitt. Vergr. 650.
Fig. 88. Wasserblattverzweigung im Längsschnitt. Vergr. 650.
Fig. 89. Schwach schematisiertes Bild eines Soruswickels von *Salvinia.* Vergr. 185.

Literatur.

Bischoff, Zur Naturgeschichte der *Salvinia natans*. (Nova Acta. Bonn. XIV. 1. 1828.)

Glück, H., Die Sporophyllmetamorphose. (Flora. LXXX. 1895. p. 303—387, mit Taf. V u. 40 Fig.)

Haberlandt, G., Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. 1887.

— Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1904.

Heinricher, E., Die näheren Vorgänge bei der Sporenbildung der *Salvinia natans* verglichen mit der der übrigen Rhizocarpeen. (Sitzb. der K. Akad. der Wissensch. Bd. LXXXV. Abt. I. 1882. Mai-Heft.)

Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung der höheren Cryptogamen. Leipzig 1851.

— Zur Kenntnis der Gefäßcryptogamen. Leipzig 1852.

E. de Janczewski, Études comparées sur les tubes cribreux. (Annales des Sciences naturelles. Sér. VI. T. XIV. 1882.)

Kundt, Arthur, Die Entwicklung der Micro- und Macrosporangien von *Salvinia natans*. (Beihefte zum Bot. Centralblatt. Bd. XXVII. Abt. I. 1910.)

Mettenius, De *Salvinia*. Frankfurt a. M. 1845.

— Beiträge zur Kenntnis der Rhizocarpeen. Frankfurt a. M. 1846.

Potonié, H., Aus der Anatomie lebender Pteridophyten u. von *Cycas revoluta*. (Hrsg. von der Kgl. Preuß. geol. Landesanstalt.) Berlin 1887.

Pringsheim, Gesammelte Abhandlungen. Bd. II. 1895.

Schleiden, M. J., Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. 2. Aufl. Teil II. 1845.)

Yasui, Misj K., The life history of *Salvinia natans*. (Bot. Mag. Tokyo. 24. 1910.)

Über die in den verschiedenen Jahrgängen eingetretenen Färbungsverschiedenheiten bei den Blättern von Bastarden zwischen Haemanthus tigrinus mas. und Haemanthus coccineus fem.

Von

Friedrich Hildebrand.

Sehr zahlreiche Beobachtungen werden ja heutzutage über das Verhalten von Pflanzenbastarden angestellt; bei diesen Beobachtungen und Experimenten handelt es sich aber vielfach nur um die Veränderlichkeit, welche die Nachkommen der Bastarde bekunden, nicht um die Veränderlichkeit, welche sich etwa im Laufe der Jahre an einem und demselben Bastard zeigen möchte. Es kommt dies wohl daher, daß man in überwiegendem Maße mit einjährigen Arten experimentiert. Es scheint mir daher nicht unangebracht, einen eingehenden Bericht über meine Beobachtungen zu erstatten, welche ich in sechs aufeinander folgenden Jahren an den Blättern von Bastarden machte, die ich im Jahre 1903 durch Bestäubung der Blüten des *Haemanthus coccineus* mit denen des *Haemanthus tigrinus* erzielt hatte.

Das hervortretendste Merkmal, welches die Blätter des *Haemanthus tigrinus* von denen des *Haemanthus coccineus* unterscheidet, ist dieses, daß die ersteren auf ihrer Unterseite von ihrer Basis an mit mehr oder weniger weit bis zu ihrer Spitze hinaufreichenden, mehr oder weniger dicht stehenden, dunkelbraunen Querstreifen und Flecken versehen sind, welche von dem hellgrünen Grunde der Blätter sich mehr oder weniger scharf abhebende Zeichnung bewirkt hat, daß man, wegen dieser gewissen Ähnlichkeit mit einem Tigerfell, der Pflanze ihren Namen gegeben hat. In dieser eigentümlichen, sehr charakteristischen Zeichnung, welche sich auf der Unterseite der Blätter von *Haemanthus tigrinus* findet, liegt, beiläufig gesagt, ein sehr auffallendes Beispiel davon vor, daß durchaus nicht alle Färbungen an Pflanzenteilen an sich einen besonderen Nutzen für deren Träger haben. Wenn die erwähnten

braunen Streifen und Flecke auf der Oberseite der Blätter lägen, so würden wohl viele dieselben als ein Abschreckungsmittel ansehen. Da ja aber die dicht dem Erdboden aufliegenden Blätter diese Zeichnung auf ihrer Unterseite, welche der Beobachtung ganz unzugänglich ist, besitzen, so kann von einem solchen Abschreckungsmittel doch keine Rede sein. Übrigens ist es auch sehr bemerkenswert, daß hier ein solcher Fall vorliegt, in welchem das Licht, welches ja meistens die Färbung der Pflanzenteile sehr beeinflußt, nicht die Ursache von dieser sehr eigentümlichen Färbung sein kann. — Auf der Oberseite der Blätter des *Haemanthus tigrinus* lassen sich an deren Basis nur höchst selten schwache, braune Pünktchen sehen, und diese Oberseite ist meistens ganz gleichmäßig grün, auch an der Basis der Blätter gefärbt, was besonders betont werden muß, da die Bastarde, wie wir sehen werden, in dieser Beziehung teilweise sehr abweichen.

Dem *Haemanthus tigrinus* gegenüber sind die Blätter von *Haemanthus coccineus* auf ihrer Unterseite vollständig ohne Zeichnung, ganz gleichmäßig hellgrün gefärbt, und die dunkler grün als bei *Haemanthus tigrinus* gefärbte Oberseite zeigt nirgends, auch nicht an der Basis der Blätter, nur eine Spur von Zeichnung.

Die im Herbst 1903 mit *Haemanthus tigrinus* bestäubten Blüten von *Haemanthus coccineus* zeigten alsbald — im Gegensatz zu den Erfolgen der Kreuzung der Blüten verschiedener Exemplare von *Haemanthus coccineus* — einen sehr guten Ansatz von Früchten. Die Samen in diesen reiften im Dezember und wurden nun sogleich ausgesät. Die nach kurzer Zeit erscheinenden Sämlinge wurden nun leider in den ersten Jahren ihres Lebens nicht weiter beobachtet; es kann also nicht gesagt werden, ob die Blätter derselben auf ihrer Unterseite die Streifen von *Haemanthus tigrinus*, dem Vater, besaßen oder nicht; jedoch ist dies sehr wahrscheinlich. Erst in ihrer dritten Wachstumsperiode im Winter 1905/1906 wurden die Sämlinge auf die Färbung ihrer Blätter untersucht, und es zeigte sich nun, daß bei allen 30 Exemplaren die Blätter auf ihrer Unterseite braun gestreift waren, und zwar bei den verschiedenen Pflanzen verschieden stark und verschieden weit nach der Blattspitze hinauf, daß sie sich also wie die väterliche Art verhielten. Außerdem zeigte sich aber eine höchst bemerkenswerte Erscheinung. Während von den beiden Eltern der Bastarde *Haemanthus coccineus* niemals, *Haemanthus tigrinus* nur höchst selten auf der Oberseite der Blätter, auch an deren Basis eine Zeichnung zeigt, so war diese Oberseite in den meisten Fällen bei den Bastarden an der Basis der Blätter verschieden weit hinauf mit braunen Streifchen und Punkten versehen. Es war also bei den Bastarden auf der Oberseite ihrer Blätter eine Zeichnung aufgetreten, welche, wenn nicht ganz neu, so doch jedenfalls sehr gesteigert war, denn bei *Haemanthus tigrinus* ist, wie schon gesagt wurde, die Basis der Blätter auf ihrer Oberseite meist ganz fleckenlos, und es finden sich hier nur höchst selten einige, oft kaum zu erkennende braune Streifchen oder Punkte. Weiter wurde schon zu dieser Zeit bemerkt, daß dort, wo die Pflanzen schon

zwei Blätter im Gegensatz zu den einzelnen der ersten Lebensjahre besaßen, diese beiden Blätter in ihrer Zeichnung sich mehr oder weniger verschieden voneinander verhielten.

Alle diese Erscheinungen bewirkten nun, daß die 30 Bastarde vom Frühjahr 1906 ab genau beobachtet und die an ihnen sich zeigenden Färbungen der Blätter notiert wurden, wobei sich denn nun im Laufe der 6 aufeinanderfolgenden Jahre sehr bemerkenswerte Erscheinungen und Veränderungen zeigten, welche wohl wert sind, daß auf dieselben für jeden einzelnen Bastard näher eingegangen werde, um dann später aus diesen Angaben die allgemein interessanten Resultate zu ziehen. Die Notizen wurden in jedem Jahre in den Monaten April und Mai gemacht, zu einer Zeit, wo die Blätter mehr oder weniger ausgewachsen waren,. manchmal bis zu einer Länge von 55 cm bei 14 cm Breite, und die Zeichnungen auf ihnen noch nicht verblaßt waren. — Der Kürze wegen soll bei den folgenden Angaben die Unterseite der Blätter mit U., die Oberseite derselben mit O. bezeichnet werden.

Bastard I.

1906. U. am unteren Teil jedes der beiden Blätter stark braun gestreift. O. des einen Blattes am unteren Teil stark gestreift, des andern nur sehr schwach.

1907. U. an der Basis der beiden Blätter stark gestreift. O. an der Blattbasis mit sehr wenigen kleinen braunen Punkten.

1908. 3 Blätter. Das unterste a: U. an Basis ziemlich stark gestreift und gefleckt, O. nur wenige Flecken an Basis. b: U. an Basis ziemlich stark gefleckt und gestreift, O. ziemlich viele Flecken an Basis. c: U. nur wenige Flecken und Streifen, O. ganz schwache Flecken an Basis.

1909. 2 Blätter. U. und O. bei beiden ganz fleckenlos.

1910. 2 Blätter. Bei beiden U. an der Basis mit zahlreichen breiten Streifen, O. mit ganz wenigen Flecken am Grunde.

1911. 2 Blätter. U. an der Basis mit breiten Streifen, O. am Grunde mit ziemlich vielen Flecken, mehr als im Jahre 1910.

Dieser Bastard 1 zeigt nun schon mehrere bemerkenswerte Erscheinungen, namentlich in dem Wechsel der Zeichnungen in den verschiedenen Jahren auf der Unterseite der Blätter. Besonders hervorzuheben ist aber, daß im Jahre 1909 die Blätter sowohl auf ihrer Oberseite, wie auch namentlich ihrer Unterseite ganz ohne Zeichnung waren, während auf beiden Blattseiten in den vorhergehenden und in den folgenden Jahren eine Zeichnung verschieden stark auftrat. Auch trat hier der Fall ein, daß die im Jahre 1908 zugleich erschienenen Blätter in der Zeichnung untereinander verschieden waren.

Bastard 2.

1906. Von den beiden Blättern hatte das eine, a: auf der U. nur wenige Streifen, seine O. besaß an der Blattbasis nur eine

ganz schwache Andeutung von Streifchen. Blatt b: U. an Basis stark gestreift, O. an der Basis ziemlich stark gestreift.

1907. 2 Blätter. U. an Basis stark gestreift, O. an Basis nur schwache Streifen, an den Rändern die stärkeren.

1908. 2 Blätter. a: U. an dem Rande der umfassenden Scheide stark gefleckt, sonst nur wenig, O. ganz fleckenlos. b: U. nur zwei Fleckchen an Basis, O. vollständig ungefleckt.

1909. Bei beiden Blättern U. und O. ganz fleckenlos.

1910. Beide Blätter: U. nur an Basis, zahlreiche Streifen, O. rein grün, ganz ungefleckt.

1911. U. an Basis nur einige Fleckchen, O. bei beiden Blättern an Basis ganz wenig kleine Flecke.

Dieser Bastard 2 zeigt wiederum verschieden starke Ausbildung der braunen Zeichnungen auf der Blattunterseite in den verschiedenen Jahren und an den beiden Blättern eines und desselben Jahres. Namentlich ist zu bemerken, daß im Jahre 1909 die beiden Blätter sowohl auf ihrer Oberseite wie namentlich auf der Unterseite ganz ohne Zeichnung waren, also gar keinen Einfluß des Bastardvaters, *Haemanthus tigrinus*, zeigten.

Bastard 3.

1906. Die beiden Blätter verschieden gezeichnet. Bei a: U. stark gestreift, O. fast gar nicht. b: U. stark gestreift, O. stark rot punktiert.

1907. Die beiden Blätter ganz ähnlich wie die des Jahres 1906 gezeichnet. Es scheint jedoch diese Notiz nicht ganz zutreffend gemacht worden zu sein, wahrscheinlich war doch eine kleine Verschiedenheit in der Zeichnung der beiden Blätter vorhanden, was sich aber später nicht mehr feststellen ließ.

1908. U. bei beiden Blättern an deren Basis nur wenig gestreift, O. an deren Basis nur wenige kleine braune Punkte.

1909. Blatt a: U. und O. ganz ohne alle Zeichnung. b: auf der U. mit nur ganz wenigen Fleckchen.

1910. U. an Basis von Blatt a zahlreiche sehr kleine Fleckchen, bei Blatt b außerdem einige breite Querstreifen. O. bei beiden Blättern rein grün.

1911. Bei beiden Blättern U. an Basis derselben durch dicht gestellte braune Flecken braungefärbt, O. rein grün.

Dieser Bastard zeichnete sich besonders dadurch aus, daß in einem Jahre, nämlich 1904, das eine seiner beiden Blätter weder auf seiner Oberseite, noch namentlich auf der Unterseite eine Spur von Zeichnung zeigte, so daß hier also kein Einfluß des Vaters, *Haemanthus tigrinus,* bemerklich war, welcher aber in den andern Jahren mehr oder weniger deutlich hervortrat.

Bastard 4.

1906. Blatt a: U. nicht sehr stark gestreift. O. an Basis nur ganz wenig. Blatt b: U. sehr wenig gestreift; O. an Basis nur einige wenige schwach ausgeprägte braune Punkte.

1907. U. bei beiden Blättern an deren Basis nur schwach gestreift. O. an Basis der Blätter nur wenige braune Punkte.

1908. Blatt a: U. ziemlich stark an Basis gestreift, auf O. nur ganz schwache Fleckchen an der Basis. Blatt b: U. an der Basis der Blättar ziemlich stark gestreift; O. ganz fleckenlos.

1909. Bei beiden Blättern U. und O. ohne alle Zeichnung.

1910. Bei beiden Blättern U. an Basis derselben mit zahlreichen Querstreifen. O. ganz ohne Zeichnung.

1911. U. nur ganz unten an der Basis der beiden Blätter mit Streifchen. O. rein grün. In diesem Jahre hatte der Bastard besonders große Blätter, so groß wie keiner der anderen; sie hatten bei 14 cm Breite eine Länge von nicht weniger als 55 cm.

Hiernach zeichnete sich der Bastard 4 vor den vorher besprochenen dadurch aus, daß die für seinen Vater, den *Haemanthus tigrinus*, charakteristische braune Streifung auf der Unterseite der Blätter an deren Basis nur sehr schwach auftrat, im Jahr 1909 sogar vollständig fehlte.

Bastard 5.

1906. Blatt a: U. sehr stark gestreift und zwar nicht nur an der Basis des Blattes, sondern fast bis zu dessen Spitze hinauf. O. an Basis des Blattes ziemlich stark gestreift. Blatt b: U. sehr stark gestreift, wie bei a. O. weniger stark an Basis gestreift als bei a.

1907. Bei beiden Blättern U. bis über die Mitte ihrer Länge hinaus mit breiten braunen Streifen. O. an Basis nur wenige braune Punkte.

1908. U. fast bis zur Spitze beider Blätter mit braunen Streifen und Flecken. O. an Basis der Blätter braun punktiert.

1909. U. nur bis etwa $^1/_4$ der Blattlänge hinauf mit braunen Flecken und Streifen. U. ohne alle Zeichnung.

1910. Blatt a: U. bis zur Hälfte der Blattlänge mit braunen Streifen und Flecken, b: U. nur etwa $^1/_3$ seiner Länge mit breiten Streifen und Flecken. O. bei beiden Blättern rein grün.

1911. U. bei beiden Blättern bis zu deren Spitze hin mit Querstreifen, welche nach dieser Spitze zu an Dichtigkeit abnehmen. O. rein grün.

Dieser Bastard 5 ist gegenüber den vorher besprochenen besonders dadurch bemerkenswert, daß in einzelnen Jahren die Unterseite seiner Blätter verschieden weit hinauf mit breiten Streifen gezeichnet war, manchmal fast bis zu deren Spitze, so daß hier der Charakter der väterlichen Stammart sehr hervortrat. Namentlich zeigte sich im Jahre 1911 ein interessanter Gegensatz zwischen der Zeichnung der Unterseite der Blätter und deren Oberseite, indem hier die beiden Blätter auf ihrer Unterseite fast bis zu ihrer Spitze mit braunen Querstreifen versehen waren, während die Oberseite derselben keine Spur von einer Zeichnung zeigte.

Bastard 6.

1906. Bei beiden Blättern U. sehr stark gestreift. O. wenige, aber scharf ausgeprägte Streifen an Basis der Blätter.

1907. U. bei beiden Blättern bis zu deren Mitte stark gestreift. O. bei Blatt a an Basis gestreift und punktiert, bei Blatt b weniger stark.

1908. Alle drei Blätter gleich gezeichnet: U. fast bis zur Spitze stark gestreift, O. rein grün, ohne alle Zeichnung.

1909. An beiden Blättern U. fast bis zu deren Spitze mit weitläufig gestellten Querstreifen. O. rein grün.

1910. Zeichnung der beiden Blätter ganz wie 1909.

1911. Zeichnung der beiden Blätter ganz wie 1909 und 1910.

Der Bastard 6 zeichnete sich namentlich dadurch aus, daß an ihm in den verschiedenen Jahren nur geringe Abänderungen in der Zeichnung seiner Blätter vorkamen. Ob die Blätter in den Jahren 1909, 1910 und 1911 in ihrer Zeichnung sich vollständig glichen, muß dahin gestellt werden, aller Wahrscheinlichkeit nach waren hier doch einige kleine Verschiedenheiten vorhanden. Ferner zeigte sich in der Zeichnung der Blätter auf ihrer Unterseite und Oberseite insofern ein Zusammenhang, als bei starker Streifung der Unterseite der Blätter fast bis zu ihrer Spitze die Blattoberseite gar keine Zeichnung besaß.

Bastard 7.

1906. Bei beiden Blättern U. stark gestreift, O. mit nur wenigen braunen Punkten an der Basis der Blätter.

1907. Bei beiden Blättern U. bis über die Mitte ihrer Länge hinaus stark gestreift. O. an Blattbasis mit nur wenigen braunen Punkten.

1908. U. bis über die Mitte der Blätterlänge hinaus gestreift, aber gegen den Blattrand hin fast gar keine Streifen. O. an Blattbasis nur mit wenigen braunen Punkten.

1909. U. bis etwa zur Mitte bei beiden Blättern mit vielen Querstreifen. O. rein grün.

1910. U. bei beiden Blättern bis über die Mitte ihrer Länge hin mit nur wenigen Querstreifen. O. rein grün.

1911. U. bei beiden Blättern bis über die Mitte ihrer Länge hinaus mit nur wenigen Querstreifen. O. an der Basis der Blätter nur ganz wenig braune Punkte.

Dieser Bastard 7 ist insofern bemerkenswert, als die Zeichnung seiner Blätter im Verlauf der sechs Jahre nicht sehr auffallend verschieden war, wenn sie auch durchaus nicht ganz die gleiche blieb, indem an der Basis der Blattoberseite sich manchmal einige braune Punkte vorfanden, manchmal diese Basis ganz rein grün war.

Bastard 8.

1906. U. der beiden Blätter mit stark ausgeprägten, sehr breiten Querstreifen, welche weit am Blatt hinauf gehen. O. an

der Basis der Blätter mit mehreren langen, stark ausgeprägten Querstreifen.

1907. U. bei beiden Blättern bis zur Mitte ihrer Länge mit breiten Querstreifen. O. hingegen an Blattbasis mit nur wenigen braunen Punkten.

1908. U. bis zur Mitte bei beiden Blättern nicht stark gestreift. O. bei Blatt a an Basis ganz ohne Zeichnung, bei Blatt b mit ganz schwach ausgeprägten braunen Punkten.

1909. An beiden Blättern sowohl die U. als auch die O. ohne jede Zeichnung.

1910. Bei beiden Blättern U. bis etwa $^1/_4$ ihrer Länge hinauf mit Querstreifen. O. rein grün.

1911. U. bei beiden Blättern etwa 6 cm hinauf mit Querstreifen. O an Basis 2 cm hinauf mit braunen Punkten.

Ganz besonders zeichnet sich dieser Bastard 8 dadurch aus, daß er in einem Jahre, 1906, auf der Oberseite seiner beiden Blätter an deren Basis mehrere lange, stark ausgeprägte Querstreifen zeigte, während bei ihm in einem andern Jahr, 1909, nicht nur die Oberseite seiner Blätter an ihrer Basis rein grün war, sondern auch auf der Unterseite jede Spur von Zeichnungen fehlte, so daß hier also das charakteristische Merkmal von *Haemanthus tigrinus*, dem Vater, in keiner Weise am Bastard sich zeigte; im folgenden Jahre trat dasselbe aber wieder hervor.

Bastard 9.

1906. U. nur ein Stückchen von der Basis der beiden Blätter hinauf mit starker Querstreifung. O. an der Blattbasis mit wenigen, aber stark ausgeprägten Querstreifen.

1907. U. nur etwa $^1/_5$ hinauf mit langen Querstreifen, O. an Blattbasis mit ziemlich scharf ausgeprägten braunen Punkten.

1908. U. von der Basis der beiden Blätter hinauf nur ein Stückchen mit Querstreifen, also gerade wie 1906, hingegen O. an Basis der Blätter mit stark ausgeprägten Punkten, nicht Streifen.

1909. U. an Basis der beiden Blätter mit nur ganz wenigen Querstreifen. O. bei Blatt a mit nur einem einzigen braunen Streifchen an der Basis, bei Blatt b ganz ohne Zeichnung.

1910. U. nur bei Blatt a an Basis wenige Streifen, bei Blatt b rein grün. O. bei beiden Blättern rein grün.

1911. U. an Basis der beiden Blätter nur ganz wenige, aber große braune Flecke. O. rein grün.

In dem Wechsel, welchen auch der Bastard 9 in der Zeichnung seiner Blätter in den verschiedenen Jahren zeigte, war es besonders auffällig, daß diese Blätter im Jahre 1908 an ihrer Unterseite keine von ihrer Basis weit hinaufgehende Streifung zeigten, während die Oberseite an der Blattbasis mit stark ausgeprägten braunen Punkten versehen war. Es fand hier also eine gewisse Wechselbeziehung in der Zeichnung der Blätter statt, indem dieselbe bei schwächerem Erscheinen auf der Unterseite der Blätter um so stärker auf deren Oberseite auftrat.

Bastard 10.

1906. U. stark mit Querstreifen. O. an Basis der beiden Blätter mit nur schwachen Streifchen.

1907. U. bei beiden Blättern fast bis zur Mitte ihrer Länge mit langen Querstreifen. O. an Blattbasis mit ziemlich vielen kleinen braunen Punkten.

1908. U. bei beiden Blättern bis zu ihrer halben Länge mit sehr breiten Querstreifen. O. ganz an Blattbasis mit einigen breiten, braunen Streifen.

1909. U. nur etwa $^1/_6$ der Blätterlänge hinauf mit Querstreifen. O. rein grün.

1910. U. bei beiden Blättern nur an deren Basis mit wenigen Querstreifen; O. rein grün.

1911. U. nur an der Basis der beiden Blätter mit Querstreifen. O. nur an den Rändern der Blattbasen mit wenigen braunen Fleckchen.

Bei diesem Bastard 10 wechselte namentlich die Stärke der Streifung auf der Blattunterseite, indem hier in den Jahren 1910 und 1911 nur an der Basis sich braune Querstreifen zeigten, während solche Streifen in anderen Jahren bis zur Hälfte der Blattlänge hinauf reichten. Die Oberseite zeigte an der Basis der Blätter sehr verschiedene Anzahl von Pünktchen und war in den Jahren 1910 und 1911 ganz rein grün.

Bastard 11.

1906. U. stark gestreift. O. an Basis der beiden Blätter mit vielen braunen Punkten und stark ausgeprägten Querstreifen.

1907. U. bis zur Mitte der Blätterlänge mit starken Querstreifen. O. an Blattbasis mit vielen verwaschenen, hellbraunen Punkten.

1908. U. nur bis $^1/_6$ der Länge beider Blätter mit Querstreifen. O. an Blattbasis mit verwaschenen Flecken wie 1907.

1909. Drei Blätter. a: U. etwa $^1/_4$ seiner Länge quergestreift und punktiert, O. an Blattbasis mit vielen braunen Punkten. b: U. nur an Basis wenige braune Punkte, O. rein grün. c: U. an Basis wenige braune Punkte, O. an Basis sehr wenige braune Punkte.

Dieser Bastard 11 zeichnete sich besonders dadurch aus, daß die an ihm im Jahre 1909 ausnahmsweise erscheinenden drei Blätter, wie soeben angegeben wurde, in ihrer Zeichnung sich untereinander sehr verschieden verhielten. Leider ging dieser Bastard verloren, so daß in den Jahren 1910 und 1911 keine weiteren Beobachtungen an seinen Blättern angestellt werden konnten.

Bastard 12.

1906. U. beider Blätter stark gestreift. O. an Basis nur mit ganz wenigen braunen Punkten.

1907. U. bis zur Mitte jedes der beiden Blätter mit starken Querstreifen. O. an Basis der Blätter etwa 1 cm hinauf mit vielen, kurzen, dicht gestellten, sehr ausgeprägten Querstreifen.

1908. U. etwa bis $^2/_3$ der Länge jedes der beiden Blätter mit Querstreifen. O. mit vielen Streifen an Basis wie 1907.

1909. U. bis $^1/_3$ der Blätterlänge mit Querstreifen. O. rein grün.

1910. U. beider Blätter fast bis zur Spitze derselben mit Querstreifen. O. an der Basis der Blätter mit vielen kleinen Querstreifen.

1911. Zeichnung der beiden Blätter sehr ähnlich der vom Jahre 1910, ob vollständig gleich?

Dieser Bastard 12 zeichnete sich besonders durch die verschieden weit gehende Streifung auf der Unterseite seiner Blätter aus. Diese Streifung reichte im Jahre 1910 fast bis zu deren Spitze. Es war hier aber nicht, wie in manchen anderen Fällen, zu beobachten, daß ein derartiger Zusammenhang zwischen der Zeichnung auf der Unterseite und derjenigen der Oberseite der Blätter stattfand, daß bei starker Zeichnung der einen Blattseite diese Zeichnung auf der anderen sich um so schwächer gezeigt hätte; denn in den Jahren 1910 und 1911 reichten auf der Unterseite der Blätter die Streifen fast bis zur Spitze dieser, und auf der Oberseite derselben Blätter befanden sich an der Basis viele kleine Streifen, während auf der anderen Seite im Jahre 1909 die bis zu $^1/_3$ der Blattlänge hinauf reichende Streifung auf der Blattunterseite von einem vollständigen Mangel einer Zeichnung auf der Blattoberseite begleitet war.

Bastard 13.

1906. Nur 1 Blatt. U. stark gestreift, O. an Basis mit nur wenigen braunen Punkten.

1907. Zwei nicht sehr große Blätter. U. bis zur Hälfte der Blattlänge stark gestreift. O. an Blattbasis nur mit wenigen braunen Punkten.

1908. Zwei kleine Blätter: U. bis über die Hälfte der Blattlänge hinaus mit verwaschenen Querstreifen. O. an Basis mit vielen kleinen braunen Punkten.

1909. U. nur an der Basis der beiden Blätter mit verwaschenen Streifen. O. rein grün.

1910. U. fast bis zur Spitze der beiden Blätter mit nicht sehr dicht stehenden Streifen. O. an Blattbasis mit einigen ganz schwachen Streifen.

1911. U. fast bis zur Spitze gestreift. O. rein grün.

An diesem Bastard 13 war es besonders merkwürdig, daß seine beiden Blätter im Jahre 1909 auf ihrer Unterseite im Gegensatz zu den anderen Bastarden nur an ihrer Basis verwaschene Streifen trugen, daß aber dann in den beiden folgenden Jahren das Gegenteil eintrat, indem die Unterseite der Blätter fast bis zu deren Spitze gestreift war, wobei dann im Jahre 1911 die Blattunterseite gar keine Zeichnung hatte.

Bastard 14.

1906. Nur 1 Blatt. U. stark gestreift. O. an Basis mit vielen stark ausgeprägten Streifchen.

1907. Zwei kleine Blätter: U. bis zur Mitte der Blattlänge mit starken Querstreifen. O. an Basis etwa 1 cm hinauf mit dicht gestellten, stark ausgeprägten Punkten und kurzen Längsstreifen.

1908. Zwei schmale Blätter. U. bis über die Hälfte der Blattlänge hinaus mit starken Querstreifen. O. an Basis der Blätter mit braunen Punkten, nicht mit Längsstreifen.

1909. U. bis etwa $^1/_4$ der Blattlänge hinauf mit Querstreifen. O. rein grün.

1910. U. fast bis zur Hälfte der Blattlänge mit langen Querstreifen. O. an Blattbasis mit vielen kleinen Querstreifen.

1911. Zeichnung der beiden Blätter ungefähr wie 1910.

Von diesem Bastard 14 ist besonders hervorzuheben, daß derselbe im Jahr 1907 auf der Oberseite der Blätter an deren Basis kurze braune Längsstreifchen zeigte, während an den Geschwistern hier nur Pünktchen oder kurze Querstreifen sich fanden. Später traten an diesem Bastard solche Längsstreifen nicht wieder auf, sondern es war hier entweder gar keine Zeichnung vorhanden, oder die Streifen waren wie bei den Geschwistern quergestellt.

Bastard 15.

1906. Nur 1 Blatt: U. stark, fast bis zur Spitze des Blattes mit Querstreifen. O. an der Blattbasis mit stark ausgeprägten Querstreifen.

1907. Zwei Blätter. U. bis $^3/_4$ der Blätter hinauf mit Querstreifen. O. an Basis etwa 1 cm hinauf mit braunen Querstreifen und Punkten.

1908. U. der beiden Blätter fast bis zu deren Spitze mit Querstreifen. O. an Basis mit stark ausgeprägten Querstreifen.

1909. U. fast bis zur Spitze mit Querstreifen. O. rein grün, ohne alle Zeichnung.

1910. U. fast bis zur Spitze der beiden Blätter mit Querstreifen. O. an der Basis der Blätter mit ziemlich vielen braunen Punkten.

1911. Zeichnung der beiden Blätter sehr ähnlich wie 1910.

Dieser Bastard 15 zeichnete sich besonders dadurch aus, daß die Unterseite seiner Blätter in fast allen Jahren beinahe bis zur Spitze dieser hin mit braunen Querstreifen versehen war. Die Oberseite dieser Blätter verhielt sich hingegen sehr verschieden, indem sie entweder ohne alle Zeichnung war, 1909, oder eine solche an ihrer Basis sehr verschieden stark zeigte. Es war hier also kein Zusammenhang in der Stärke der Zeichnung der Blattoberseite mit derjenigen der Blattunterseite zu erkennen, wie er oben von Bastard 5 im Jahre 1911 und Bastard 6 im Jahre 1908 etc. angedeutet wurde.

Bastard 16.

1906. Nur ein Blatt. U. stark gestreift. O. an Basis mit nur wenigen, stark ausgeprägten Streifen.

1907. Auch nur ein Blatt. U. bis zur Hälfte seiner Länge hinauf stark gestreift. O. etwa 2 cm von seiner Basis aus mit dicht gestellten Quer- und Längsstreifen.

1908. Drei Blätter. a: U. bis zur Hälfte des Blattes hinauf mit Querstreifen. O. etwa 5 cm hinauf mit Querstreifen. b: U. bis zur Hälfte des Blattes hinauf mit Querstreifen. O. etwa 4 cm hinauf mit Querstreifen. c: U. bis zur Hälfte des Blattes hinauf mit Querstreifen, O. an Basis nur 2 cm hinauf mit nur schmalen Querstreifen.

1909. Zwei Blätter. U. nur ganz an der Basis der Blätter mit wenigen Querstreifen. O. rein grün.

1910. U. der beiden Blätter etwa $^1/_5$ ihrer Länge hinauf ziemlich stark gestreift. O. an Basis mit nur ganz wenigen Streifen.

1911. U. bei beiden Blättern fast bis zu deren Hälfte hinauf gestreift. O. an der Blattbasis etwa 3 cm hinauf mit vielen braunen Punkten.

Dieser Bastard 16 ist in verschiedenen Richtungen merkwürdig. Einmal durch die verschiedene Anzahl seiner Blätter in den aufeinander folgenden Jahren, indem er 1906 und 1907 nur ein Blatt hatte und dann merkwürdigerweise im Jahre 1908 deren drei bildete, worauf er in den folgenden Jahren die normale Zweizahl der Blätter zeigte. Diese Erscheinung war in keiner Weise durch äußere Verhältnisse hervorgebracht, indem die Pflanze seit 1906 nicht umgepflanzt wurde — ein Beispiel für eine eigentümliche individuelle Anlage. Weiter zeichnete sich die Pflanze dadurch aus, daß die braunen Streifen an der Basis der Oberseite ihrer Blätter manchmal sehr stark ausgebildet waren, was sich besonders an den im Jahre 1908 zu gleicher Zeit erscheinenden drei Blättern zeigte, bei denen außerdem diese Zeichnung in sehr verschieden starker Weise auftrat. Auf der anderen Seite war im Gegensatz zu dieser stark hervortretenden Zeichnung des Jahres 1908 die Oberseite der Blätter an deren Basis im Jahre 1909 rein grün, und auch die Unterseite zeigte nur ganz dicht an der Blattbasis wenige Querstreifen, während diese in den vorhergehenden Jahren mehr oder weniger weit an den Blättern hinauf reichten.

Bastard 17.

1906. Nur ein Blatt. U. bis zur Spitze desselben stark gestreift. O. mit stark ausgeprägten Querstreifen fast bis $^1/_4$ seiner Länge hinauf.

1907. 2 Blätter. U. bis zur Mitte derselben hinauf mit breitem Querstreifen. O. bei dem einen Blatt bis etwa 2 cm hinauf mit ziemlich stark ausgeprägten Punkten und Querstreifen, bei dem anderen Blatt weniger.

1908. 2 nur schmale kleine Blätter. U. bis zur Hälfte der Blätter hinauf mit schwachen Querstreifen. O. nur ganz unten an der Blattbasis mit sehr wenigen schwachen Streifen.

1909. U. der beiden Blätter nur an deren Basis mit wenigen Streifen. O. rein grün.

1910. U. fast bis zur Spitze der beiden Blätter mit weitläufig gestellten Querstreifen. O. rein grün.

1911. U. nur an der Basis der beiden Blätter dunkle Querstreifen, weiter nach der Spitze der Blätter zu die Querstreifen kaum erkennbar. O. an der Basis der Blätter mit ziemlich dicht gestellten vielen braunen Punkten.

Von diesem Bastard 17 ist besonders die starke Veränderung in der Zeichnung seiner Blätter hervorzuheben, und daß bei ihnen ein Fall eintrat, wo der Einfluß des Vaters, des *Haemanthus tigrinus,* auf die Blattzeichnung des Bastardes sich nur ganz schwach zeigte, indem im Jahre 1909 die Unterseite der Blätter nur wenige Streifen besaß, was aber dann in dem folgenden Jahre merkwürdigerweise gerade in das Gegenteil umschlug, indem die Unterseite der Blätter fast bis zur Spitze derselben mit wenn auch weitläufig gestellten Querstreifen versehen war.

Bastard 18.

1906. Nur 1 Blatt, in Zeichnung dem sehr ähnlich, welches an Bastard 17 im Jahre 1906 erschien, nämlich U. stark, fast bis zur Spitze des Blattes gestreift, O. sehr stark gestreift, etwa ein Viertel der Länge des Blattes.

1907. 2 Blätter. U. nur bis zur Hälfte der Blattlänge stark gestreift. O. an der Basis der Blätter mit nur ganz kleinen braunen Punkten.

1908. U. an beiden Blättern nur ein Viertel ihrer Länge hinauf mit wenigen Querstreifen. O. nur dicht an der Basis der Blätter mit ganz wenigen Streifchen.

1909. U. nur ganz unten am Rande beider Blätter mit einigen Querstreifen. O. rein grün.

1910. U. beider Blätter nicht weit hinauf mit einigen Streifen, bei dem einen Blatt über dessen ganze Fläche, bei dem anderen nur an dessen Rand. U. rein grün.

1911. U. an der Basis der beiden Blätter nur etwa 5 cm hinauf und zwar hauptsächlich nur am Rande mit breiten Querstreifen. O. nur an der Basis des einen Blattes einige wenige Flecke.

Bei diesem Bastard 18 lag der seltene Fall vor, daß die Zeichnung seines im Jahre 1906 als einzig vorhandenen Blattes derjenigen des zu gleicher Zeit am Bastard 17 vorhandenen ganz gleich erschien. Ferner trat hier ein großer Wechsel in der Blattzeichnung in den folgenden Jahren hervor: während die Unterseite des im Jahre 1906 vorhandenen Blattes bis zu dessen Spitze stark gestreift war, zeigten sich an den Blättern des Jahres 1909 hier auf der Unterseite nur am Rande der Blattbasis einige Streifen.

Die Oberseite der Blätter wechselte, wie bei vielen der vorliegenden Bastarde, in den verschiedenen Jahrgängen zwischen reinem Grün und ganz wenigen braunen Streifen oder Flecken an der Blattbasis.

Bastard 19.

1906. Nur 1 Blatt. U. stark gestreift. O. an der Basis des Blattes mit nur ganz wenigen braunen Punkten.

1907. 2 Blätter. U. bis zur Mitte der Blattlänge mit Querstreifen. O. an Basis der Blätter mit nur ganz wenigen braunen Punkten.

1908. U. beider Blätter bis zur Mitte ihrer Länge mit Querstreifen. O. bei Blatt a: an Basis nur wenige, aber scharf ausgeprägte Punkte; bei Blatt b: sehr viele braune Punkte und Querstreifen.

1909. U. etwa nur ein Sechstel der Länge beider Blätter mit Querstreifen. O. nur dicht an der Basis einige Querstreifen.

1910. 3 Blätter. U. bei allen fast bis zu deren Ende mit Querstreifen. O. bei Blatt a und c an Basis mit vielen Querstreifen, bei Blatt b nur ganz wenige.

1911. 2 Blätter. U. von der Basis bis zur Spitze mit Querstreifen. O. an Basis mit vielen braunen Punkten.

Bei diesem Bastard 19 ist bemerkenswert, daß die Streifung an der Unterseite seiner Blätter in den einzelnen Jahren sehr verschieden weit hinaufging, im Jahre 1909 etwa nur bis zu einem Sechstel der Blattlänge, hingegen im Jahre 1911 bis zur Spitze des Blattes. Außerdem zeichnete sich dieser Bastard dadurch aus, daß er im Jahre 1910 3 Blätter hatte, worauf aber dann im Jahre 1911 nur 2 folgten.

Bastard 20.

1906. Nur 1 Blatt. U. stark gestreift. O. an Basis mit ziemlich vielen Querstreifen.

1907. 2 Blätter. U. bis etwa drei Viertel ihrer Länge mit breiten Querstreifen. O. an der Basis der Blätter mit nur wenigen verwaschenen, dunkelgrünen Querstreifen auf heller grünem Grunde.

1908. U. der beider Blätter bis zu ihrer Hälfte mit Querstreifen. O. bis zu 2 cm an der Blattbasis hinauf mit stark ausgeprägten, braunen Querstrichen.

1909. U. beider Blätter bis etwa zu ihrer Hälfte hinauf mit Querstreifen. O. rein grün.

1910. 3 Blätter. U. bei allen etwa drei Viertel ihrer Länge mit Querstreifen. O. bei den 3 Blättern in Bezug auf die Flecken an ihrer Basis verschieden: a ganz fleckenlos, b mit einigen Flecken, c mit etwas mehr Flecken.

1911. 2 Blätter. U. etwa nur bis zur Hälfte der Blattlänge mit Querstreifen. O. an Basis mit sehr zahlreichen braunen Punkten.

Von diesem Bastard 20 ist zu bemerken, daß die Streifung auf der Unterseite seiner Blätter in den verschiedenen Jahren nicht sehr an Stärke wechselte, was aber an der Basis der Oberseite um so mehr der Fall war, indem hier teils, im Jahre 1911, sehr viele Flecken auftraten, teils, im Jahre 1909, gar keine. Besonders auffallend verhielt sich aber die Basis der Blattoberseite im Jahre 1907, indem hier nicht braune Flecken sich zeigten, sondern sich dunkelgrüne Streifen von dem hellgrünen Grunde abhoben — der einzige beobachtete derartige Fall. Weiter war an den 3 im Jahre 1910 gebildeten Blättern die Basis ihrer Oberseite verschieden stark gezeichnet, während die Streifen auf der Unterseite am Blatt gleich weit hinaufgingen.

Bastard 21.

1906. Nur 1 Blatt. U. fast bis zur Spitze desselben gestreift, O. sehr stark gestreift, bis etwa ein Fünftel der Blattlänge.

1907. 2 Blätter, deren U. bis vier Fünftel ihrer Länge hinauf mit stark ausgeprägten, breiten Querstreifen, so stark wie bei keinem anderen der Bastarde. O. etwa ein Fünftel der Blattlänge mit sehr stark ausgeprägten breiten Querstreifen.

1908. 3 Blätter, deren U. bis zu ihrer halben Länge mit Querstreifen. O. bei Blatt a von der Basis an 5 cm hinauf mit Querstreifen, bei Blatt b und c nur 3 cm hinauf.

1909. 3 Blätter. Blatt a: U. etwa $^7/_8$ der Blattlänge mit Querstreifen; O. an der Blattbasis mit einigen braunen Punkten. Blatt b: U. etwa nur die Hälfte der Blattlänge mit Querstreifen; O. an der Basis des Blattes mit vielen verwaschenen braunen Punkten. Blatt c: nur ganz unten an seiner Basis mit einigen Querstreifen; O. an Blattbasis mit ganz wenigen braunen Punkten.

1910. 3 Blätter. U. bei allen fast bis zur Blattspitze gestreift. O. bei allen an der Basis zahlreiche Streifen und Punkte.

1911. Wieder 3 Blätter. U. bei allen fast bis zum Blattende mit Querstreifen. O. bei allen an der Basis viele Flecke.

Dieser Bastard 21 zeichnet sich vor allen anderen dadurch aus, daß er in den letzten 4 Jahren 1908—1911 jedesmal 3 Blätter hatte, und daß bei diesen drei Blättern im Jahre 1909 die Oberseite an deren Basis sehr verschiedene Anzahl von Flecken zeigte, während in den Jahren 1910 und 1911 hier die Zeichnung ungefähr die gleiche war.

Bastard 22.

1906. Nur 1 schwaches Blatt. U. bis zur halben Blattlänge mit Querstreifen. O. der Blattbasis mit nur zwei Streifchen.

1907. Auch nur 1 Blatt. U. bis zur halben Länge desselben mit langen, breiten Querstreifen. O. an der Basis des Blattes etwa 1 cm hinauf mit vielen breiten, verwaschenen Querstreifen und auch mit Punkten.

1908. 2 Blätter. U. bis $^1/_4$ der Blattlänge mit Querstreifen. O. bei Blatt a an dessen Basis etwa 2 cm hinauf mit vielen breiten

hellbraunen Flecken, bei Blatt b hier nur vier kleine helle Flecke.

1909. 2 Blätter. Bei Blatt a: U. mit ganz wenigen schwachen Streifen an der Basis, O. mit nur einigen schwachen braunen Punkten an der Blattbasis; bei Blatt b: U. und O. rein grün.

1910. 2 Blätter. U. mit nur wenigen langen Querstreifen. O. rein grün.

1911. 2 Blätter. U. etwa nur 8 cm hinauf mit wenigen, ganz verwaschenen Querstreifen. O. rein grün.

Dieser Bastard 22 erstarkte erst im Jahre 1908 bis zur Bildung von zwei Blättern und zeichnete sich im Jahre 1909 dadurch aus, daß eines seiner beiden Blätter auch auf der Unterseite rein grün war, also die Abstammung der Pflanze von *Haemanthus tigrinus* nicht verriet, während das andere gleichzeitig gebildete Blatt dies durch einige wenige Streifen an der Basis seiner Unterseite tat.

Bastard 23.

1906. Nur 1 Blatt. U. nur schwach gestreift, O. an Blattbasis mit nur zwei kleinen braunen Pünktchen.

1907. 2 schwache kleine Blätter. U. bis über die Mitte der Blattlänge hinaus mit breiten und langen, sehr ausgeprägten Querstreifen. O. an Blattbasis etwa 2 cm hinauf mit breiten, am Rande gezackten, zahlreichen Querstreifen.

1908. Nur 1 Blatt. U. $^1/_2$ der Blattlänge mit Querstreifen. O. an Blattbasis mit sehr starken, breiten, am Rand gezackten Querstreifen wie im Jahre 1907.

1909. Blattbildung verdorben.

1910. 2 schmale Blätter. U. etwa $^1/_5$ der Blattlänge gestreift. O. an der Blattbasis mit einigen langen Querstreifen.

1911. 2 schmale Blätter. U. nur an der Blattbasis mit einigen Querstreifen, O. rein grün.

Dieser Bastard 23 hatte die Eigentümlichkeit, daß er, nachdem er im Jahre 1907 schon zwei Blätter gebildet hatte, im Jahre 1908 deren nur eins entwickelte. Außerdem zeigten sich an ihm im Jahre 1908 und 1909 an der Basis der Blattoberseite Querstreifen, welche im Gegensatz zu denen der anderen Bastarde am Rande gezackt waren, während im Jahre 1911 an der Oberseite der Blattbasis eine Zeichnung vollständig fehlte.

Bastard 24.

1906. Nur 1 Blatt. U. bis zur Hälfte der Blattlänge hinaus stark gestreift. O. an der Blattbasis etwa $^1/_5$ der Blattlänge hinauf mit starken Querstreifen.

1907. 2 sehr große Blätter. U. etwa nur $^1/_5$ der Blattlänge mit stark ausgeprägten, langen Querstreifen. O. etwa 2 cm an Blattbasis hinauf mit verwachsenen, am Rande gezackten Querstreifen.

1908. Zwei Blätter. U. mit nur ganz wenigen Querstreifen. O. etwa 1 cm an Blattbasis hinauf mit ganz kleinen braunen Punkten.

1909. Zwei Blätter. U. und O. rein grün, ohne alle Zeichnung.

1910. Zwei Blätter. U. nur an Blattbasis mit dicht gestellten Streifen und Punkten; O. rein grün.

1911. Zwei Blätter. U. an deren Basis mit nur wenigen Querstreifen. O. mit ganz schwachen Querstreifen an der Blattbasis.

Der Bastard 24 hatte die Eigentümlichkeit, daß im Jahre 1909 nicht nur die Blattoberseite rein grün war, sondern auch die Blattunterseite keine Spur von Zeichnung zeigte, so daß in diesem Jahre das für seinen Vater, den *Haemanthus tigrinus*, charakteristische Merkmal sich hier in keiner Weise zeigte, während es in den anderen Jahren sehr verschieden stark auftrat.

Bastard 25.

1906. Nur ein schwaches Blatt. U. mit nur wenigen Querstreifen. O. rein grün.

1907. Zwei lange schmale Blätter. U. bis etwa $^1/_3$ der Blattlänge mit stark ausgeprägten, breiten, weitläufig gestellten Querstreifen. O. an der Blattbasis etwa 4 cm hinauf mit verwaschenen, breiten Querstreifen.

1908. Zwei lange schmale Blätter. U. nur etwa $^1/_4$ der Blattlänge mit wenigen, am Rande gezackten Querstreifen. O. nur ganz unten an der Blattbasis mit braunen Punkten.

1909. Zwei Blätter. U. und O. rein grün, ohne alle Zeichnung.

1910. Zwei Blätter. U. nur an Blattbasis mit ganz wenigen zerstreuten braunen Punkten. O. rein grün.

1911. Zwei Blätter, deren U. mit nur ganz wenigen Querstreifen. O. rein grün.

An diesem Bastard 25 trat die für die Blätter seines Vaters, des *Haemanthus tigrinus,* charakteristische Streifung nur im Jahre 1907 merklich hervor; in den anderen Jahren erschien sie nur schwach oder fehlte, nämlich im Jahre 1909, vollständig.

Bastard 26.

1906. Nur ein Blatt; dessen U. bis zur halben Länge mit Querstreifen. O. an Blattbasis mit nur wenigen, aber stark ausgeprägten Querstreifen.

1907. Zwei Blätter mit verschiedener Zeichnung. a: U. nur am Rande der Blattbasis wenige Streifen, welche nicht bis zur Mitte reichen; O. rein grün. Blatt b: U. an Blattbasis 2 cm hinauf der ganzen Blattbreite nach mit Querstreifen. O. an Blattbasis mit ganz wenigen braunen Punkten.

1908. Zwei Blätter; U. nur an deren Basis sehr schwache Querstreifen. O. rein grün.

1909. Zwei Blätter. U. und O. rein grün.

1910. Zwei Blätter. U. von Blatt a an dessen Basis mit einer Querlinie brauner Punkte, von Blatt b nur an dem einen Rande der Blattbasis braune Punkte. O. bei beiden Blättern rein grün.

1911. Zwei Blätter. U. nur an Blattbasis ganz wenige braune Punkte. O. rein grün.

Von diesem Bastard 26 ist besonders zu bemerken, daß an ihm in zwei Jahren, nämlich 1907 und 1910 der Fall eintrat, daß die beiden zu gleicher Zeit vorhandenen Blätter verschieden gezeichnet waren und ferner, daß die Querstreifung auf der Blattunterseite des Vaters hier sich im allgemeinen nur sehr wenig zeigte.

Bastard 27.

1906. Nur ein Blatt. U. nur bis zur Hälfte der Blattlänge gestreift. O. an Blattbasis nur mit zwei Streifchen.

1907. Zwei Blätter. U. an Blattbasis nur $1^1/_2$ cm hinauf schwach gestreift. O. an der Basis der Blätter etwa 1 cm hinauf stark braun punktiert.

1908. U. an dem einen Blatt nur mit fünf, an dem anderen mit acht Querstreifon. O. bei beiden Blättern rein grün.

1909. Bei beiden Blättern U. und O. rein grün.

1910. U. beider Blätter nur an deren Basis mit wenigen Querstreifen. O. rein grün.

1911. U. an Blattbasis mit nur sehr wenigen Querstreifen. O. rein grün.

Auch bei diesem Bastard 27 trat die Streifung der Blätter des Vaters meist ganz wenig, im Jahre 1909 gar nicht auf.

Bastard 28.

1906. Nur ein Blatt. U. fast bis zu $^3/_4$ der Blattlänge gestreift. O. an Blattbasis mit mehreren stark ausgeprägten Querstreifen.

1907. Ein längeres und ein kürzeres Blatt. U. etwa $^1/_3$ der Blattlänge mit stark gezackten Querstreifen. O. an Blattbasis mit vielen kleinen braunen Punkten.

1908. Zwei Blätter. U. bis $^1/_3$ der Blattlänge mit Querstreifen. O. an Blattbasis 1 cm hinauf mit vielen braunen Punkten.

1909. Zwei Blätter. U. nur ganz an deren Basis mit Querstreifen. O. rein grün.

1910. U. an der Basis beider Blätter mit langen, breiten Querstreifen. O. rein grün.

1911. U. beider Blätter an deren Basis mit vielen breiten Querstreifen. O. der Blattbasis mit vielen braunen Punkten.

Dieser Bastard 28 zeigte in den aufeinander folgenden Jahren eine besonders auffallende Abnahme der Streifung auf der Blattunterseite: dieselbe ging im Jahre 1906 bis zu $^3/_4$ der Blattlänge hinauf, während sie in den folgenden Jahren eine immer geringere

war und schließlich nur an der Basis der Blätter auftrat. Auf der anderen Seite bewegte sich die Zeichnung auf der Oberseite der Blattbasis hin und her, trat in den Jahren 1906, 1907 und 1908 ziemlich stark auf, war dann in den Jahren 1909 und 1910 gar nicht vorhanden und erschien hierauf wieder im Jahre 1911.

Bastard 29.

1906. Nur ein Blatt. U. bis $^3/_4$ von dessen Länge stark gestreift. O. fast bis $^1/_3$ der Blattlänge stark gestreift, ungeachtet der Schwäche des Blattes.

1907. Zwei sehr schmale Blätter. Blatt a: nur 1 cm an seiner Basis hinauf mit schmalen Querstreifen. O. an Blattbasis mit nur fünf ganz schwachen Streifen. Blatt b: U. bis zur Mitte der Blattlänge gestreift. O. an der Blattbasis etwa 2 cm hinauf stark gestreift.

1908. Bei beiden Blättern U. etwa $^1/_4$ ihrer Länge mit Querstreifen. O. bei Blatt a an dessen Basis stark gestreift, bei Blatt b nur schwach.

1909. Zwei Blätter mit verschiedener Zeichnung. Blatt a: U. an dessen Basis mit wenigen Querstreifen. O. an Blattbasis nur ganz wenige Streifen. Blatt b: U. an dessen Basis mit zwei Querstreifen, O. rein grün.

1910. Bei beiden Blättern U. etwa $^1/_6$ ihrer Länge mit breiten, langen Querstreifen. O. bei Blatt a mit vielen kleinen braunen Punkten an dessen Basis, bei Blatt b an Basis nur sehr wenige braune Punkte.

1911. U. bei beiden Blättern etwa $^1/_4$ ihrer Länge hinauf mit wenigen Querstrichen. O. bei dem einen Blatt rein grün, bei dem andern an dem einen Rand der Basis mit wenigen Punkten.

Dieser Bastard 29 war besonders dadurch bemerkenswert, daß die Streifung auf der Unterseite seiner Blätter in zwei aufeinander folgenden Jahren sehr verschieden war, im Jahre 1906 $^3/_4$ der Blattlänge einnahm und im Jahre 1907 nur in schmalen Querstreifen an der Blattbasis bestand. Namentlich zeigten sich hier aber in den folgenden Jahren die beiden zugleich erscheinenden Blätter in ihrer Zeichnung sehr verschieden und zwar teils auf beiden Blattseiten, teils nur auf einer.

Bastard 30.

1906. Blattzeichnung?

1907. Zwei Blätter. Blatt a: U. fast bis zur Spitze des Blattes mit Querstreifen, O. etwa 3 cm von der Basis des Blattes hinauf stark gestreift. Blatt b: U. nur bis zur Mitte der Blattlänge hin gestreift. O. von Blattbasis her 2 cm gestreift und punktiert.

1908. Zwei Blätter. U. bis zur Mitte der Blattlänge gestreift, O. etwa 3 cm an Blattbasis hinauf mit wenigen Streifen.

1909. U. der beiden Blätter am Rande der Basis nur mit wenigen Querstreifen. O. rein grün.

1910. U. beider Blätter bis zur Hälfte ihrer Länge mit weitläufig gestellten Querstreifen; O. an der Blattbasis mit nur sehr zerstreuten Streifen und Pünktchen.

1911. Zeichnung der beiden Blätter ungefähr wie 1910.

Bei diesem Bastard 30 war besonders die verschiedene Stärke der Streifung auf der Oberseite der Blätter bemerkenswert, indem sie im Jahre 1907 fast bis zur Spitze der Blätter reichte und im Jahre 1909 nur am Rande der Blattbasis sich einige Querstreifen zeigten. Auch die Zeichnung auf der Oberseite der Blätter war in den einzelnen Jahren eine verschiedene: sie reichte im Jahre 1908 an deren Basis etwa 3 cm hinauf, während sie hier im Jahre 1909 überhaupt gar nicht vorhanden war. In diesem Jahre fand auch ein Zusammenhang in der Streifung beider Blattseiten in der Weise statt, daß bei vollständigem Mangel einer Zeichnung auf der Oberseite der Blattbasis, die Unterseite nur wenige Querstreifen am Rande der Blattbasis besaß.

Bevor die Ergebnisse der vorstehenden an 30 zwischen *Haemanthus tigrinus* und *Haemanthus coccineus* gezüchteten Bastarden gemachten Beobachtungen zusammengefaßt werden, sei bemerkt, daß die Beobachtungen über die Zeichnung der beiden Blattseiten bei den einzelnen Pflanzen jedesmal eher angestellt wurden, als die im vorhergehenden Jahre gemachten Notizen nachgesehen waren, um hierdurch eine Voreingenommenheit in Bezug auf Gleichheit oder Verschiedenheit in der Blattzeichnung nicht zur Geltung kommen zu lassen, und daß erst hierauf beim Nachsehen der Notizen vom vorigen Jahre die oft sehr überraschenden Verschiedenheiten erkannt wurden. Leider konnten dieselben nicht dadurch kontrolliert werden, daß die getrockneten Blätter der einzelnen Jahrgänge miteinander verglichen wurden. Bei den ersten Versuchen, diese saftigen Blätter zu trocknen, zeigte es sich sehr bald, daß die Zeichnung auf ihnen mehr oder weniger undeutlich wurde, meist sogar bei der langen Zeit, welche zum Trocknen nötig war, vollständig verschwand. Hierdurch ist es denn auch gekommen, daß einige ungenau gemachte Notizen nicht durch genauere ersetzt werden konnten, was aber die allgemeinen überraschenden Ergebnisse, welche die Beobachtungen ergaben, in ihrem Wert kaum beeinträchtigen dürfte. — Diese Ergebnisse sind nun etwa folgende:

Was zuerst die Üppigkeit im Wachstum der 30 Bastarde angeht, so war dieselbe bei den einzelnen Pflanzen eine sehr verschiedene, obgleich dieselben in gleichgroßen Töpfen und in ganz gleicher Erde die sechs Jahre hindurch kultiviert wurden und in den letzten vier Jahren auch ganz gleichen Standort hatten. Ungefähr die Hälfte derselben entwickelte im Jahre 1906 erst nur ein Blatt, die andere Hälfte deren zwei; im Jahre 1906 besaßen aber die meisten zwei Blätter; nur in drei Fällen fand sich nur

ein Blatt, nämlich bei den Bastarden 16, 22 und 23, woran sich dann aber im Jahre 1908 die Bildung von zwei Blättern schloß. Bei der Bildung von zwei Blättern blieb es dann in der Folgezeit meistenteils, mit Ausnahme des Bastardes 23, indem dieser im Jahre 1908 wiederum ein Blatt bildete. Nur ganz ausnahmsweise bildeten sich drei Blätter in einem und demselben Jahre aus, z. B. bei Bastard 11 im Jahre 1909, woran sich bei diesem aber in den folgenden Jahren die Bildung von nur zwei Blättern schloß. In Bezug auf die Anzahl der in einem und demselben Jahre zugleich erscheinenden Blätter war der Bastard 21 besonders bemerkenswert. Bei diesem war im Jahre 1906 nur ein Blatt vorhanden, im Jahre 1907 erschienen deren zwei, und hierauf in jedem der folgenden Jahre, 1909—1911, deren drei. Ob die Üppigkeit, welche dieser Bastard im Wachstum zeigte, eine dauernde sein wird, muß die Zukunft lehren. Auch der Bastard 16 war in der Bildung verschiedener Anzahl von Blättern in den aufeinanderfolgenden Jahren interessant, indem er nach der Bildung von je einem Blatt in den Jahren 1906 und 1907 im Jahre 1908 drei Blätter bildete, worauf er in den späteren Jahren die normale Zweizahl der Blätter zeigte.

Die Größe der Blätter schwankte bei den Bastarden zwischen sehr weiten Grenzen, worüber aber nicht genauere Aufzeichnungen gemacht wurden. Die größten Blätter hatte im Jahre 1911 der Bastard 4, an welchem jedes bei 14 cm Breite eine Länge von nicht weniger als 55 cm erreichte, während bei dem Bastard 19 bei der gleichen Breite von 14 cm die Länge nur 36 cm betrug, so daß also hier das Verhältnis der Länge zur Breite der Blätter in beiden Fällen ein sehr verschiedenes war. Im Gegensatz zu diesen, gegenüber den Blättern der beiden Eltern ungemein großen Blättern, waren dieselben in anderen Fällen nur kurz und besonders schmal, wie z. B. bei dem Bastard 23, wo sie im Jahre 1911 bei 26 cm Länge nur 6 cm Breite besaßen. Da die Größenverhältnisse von Geschwisterbastarden ja überhaupt sehr verschieden sind, so erschien es, wie schon gesagt wurde, nicht der Mühe wert, jedes Jahr hierüber nähere Aufzeichnungen zu machen.

Um so mehr und um so genauer geschah dies in Bezug auf die Zeichnung der Blätter, da sich diese nach den verschiedensten Richtungen hin alsbald sehr wechselvoll zeigte und dadurch die Veranlassung zu der vorliegenden Abhandlung wurde.

Bei den in gleicher Weise gebildeten Bastarden ist die Ähnlichkeit der Geschwister untereinander bekanntlich eine sehr verschiedene: in den einen, wohl den selteneren Fällen, sind diese Geschwister kaum voneinander äußerlich zu unterscheiden, bei dem anderen Extrem zeigt sich keiner der in gleicher Weise erzeugten Bastarde in einem oder dem anderen seiner Teile den Geschwistern vollständig gleich. So auch hier bei den durch Bestäubung des *Haemanthus tigrinus* mit *Haemanthus coccineus* erzeugten Bastarden, wo in Bezug auf die Zeichnung der Blätter kein einziger dem andern wohl vollständig glich. Aber dies näher auszuführen, brächte ja nichts besonderes neues, würde die Literatur

über diesen Gegenstand nur unnötig vergrößern. Hingegen dürfte es von einigem Werte sein, hier bei der Zusammenfassung des oben von den einzelnen Bastarden Gesagten zu zeigen, in wie sehr verschiedenem Grade und in verschiedener Richtung die Zeichnung der Blätter der 30 Bastarde im Laufe von sechs Jahren an jedem einzelnen Bastard wechselte.

Doch zuerst einige Worte über die allgemeine Art dieser Zeichnung. Bei der Mutter der Bastarde, dem *Haemanthus coccineus,* sind die Blätter auf beiden Seiten ohne alle Zeichnung, besitzen ein reines Grün; die Blätter des *Haemanthus tigrinus,* des Vaters der Bastarde, sind hingegen auf ihrer Unterseite mit mehr oder weniger dicht gestellten, mehr oder weniger scharf ausgeprägten braunen Querstreifen versehen; ihre Oberseite ist hingegen auch, wie bei *Haemanthus coccineus,* rein grün, nur etwas heller gefärbt, oder zeigt, aber nur ausnahmsweise, dicht an der Basis der Blätter einige braune Pünktchen oder Querstreifen.

Bei den Bastarden trat nun die Färbung, welche *Haemanthus tigrinus* auf der Unterseite seiner Blätter zeigt, in sehr verschiedenem Grade auf. In nur einzelnen Fällen war sie derselben fast gleich und reichte bis zur Spitze der Blätter, z. B. bei den Bastarden 5, 15 und 17 im Jahre 1906 und dem Bastard 12 im Jahre 1910. Höchst selten war das Gegenteil, nämlich die vollständige Abwesenheit einer Zeichnung auf der Blattunterseite der Fall, nämlich bei dem Bastard 8 im Jahre 1909 und einem der beiden Blätter von Bastard 22 im Jahre 1909, ferner im Jahre 1909 bei den Bastarden 25, 26 und 27. In diesen Fällen war also keine Spur des Einflusses des Vaters, *Haemanthus tigrinus,* auf die Blattfärbung des Bastards zu erkennen, hingegen zeigte sich dieser Einfluß in allen anderen Fällen in mehr oder weniger starkem Grade.

Besonders bemerkenswert war nun aber bei den Bastarden die Färbung auf der Oberseite der Blätter. Während, wie oben gesagt wurde, bei den Blättern von *Haemanthus tigrinus* nur selten an der Basis der Blattoberseite eine durch braune Punkte oder Streifchen hervorgebrachte Zeichnung sich zeigt, so war zwar auch bei den Bastarden an diesem Ort vielfach gar keine Zeichnung bemerkbar. Um so interessanter waren hingegen solche Fälle, wo an den betreffenden Stellen sich stark ausgeprägte Querstreifen zeigten, z. B. bei Bastard 8 im Jahre 1906, 12 im Jahre 1907 und 14 im Jahre 1906, welche namentlich auch weit auf der Blattoberseite hinaufgingen, so bei Bastard 21 und 24 im Jahre 1906 bis etwa zu einem Fünftel der Blattlänge, bei Bastard 17 im Jahre 1909 bis zu einem Viertel und bei Bastard 29 im Jahre 1906 sogar bis zu einem Drittel. In diesen Fällen hatte sich also eine Eigenschaft, welche bei dem einen der Eltern, dem *Haemanthus tigrinus,* nur höchst selten, bei dem anderen, dem *Haemanthus coccineus,* niemals auftritt, bei den Bastarden in nicht geringem Maaße gesteigert. Auffällig war es, daß diese Steigerung hauptsächlich in einem und demselben Jahre, nämlich 1906 auftrat, so

daß hier möglicher Weise die Witterungsverhältnisse dieses Jahres eine Rolle spielten.

Wenn man bei den Bastarden die Zeichnung auf der Unterseite ihrer Blätter mit derjenigen der Oberseite vergleicht, so könnte man nach einigen Fällen auf den Gedanken kommen, daß ein gewisser Zusammenhang zwischen diesen Zeichnungen stattfände, und daß eine starke Zeichnung auf der Blattunterseite eine Zeichnung auf der Blattoberseite ausschließe. Hierfür würden die Fälle von Bastard 5 im Jahre 1911, 6 in den Jahren 1908—1911, 9 im Jahre 1908 und 13 im Jahre 1911 sprechen, wo die Unterseite der Blätter fast bis zu deren Spitze gestreift war und die Oberseite keine Spur von Zeichnung zeigte. Andererseits fand sich aber kein solcher Zusammenhang, z. B. bei den Bastarden 16 und 17 im Jahre 1909, wo die Blätter nur an der Basis ihrer Unterseite gezeichnet waren, auf der Oberseite rein grün. Bei Bastard 27 waren sie im Jahre 1907 auf ihrer Unterseite etwa $1^1/_2$ cm hinauf schwach gestreift, hingegen auf ihrer Oberseite an der Basis etwa 1 cm hinauf stark punktiert. Ferner war außer in den schon oben angeführten Fällen bei den Bastarden 4, 24 und 25 im Jahre 1909 sowohl die Oberseite wie namentlich auch die Unterseite der Blätter rein grün, so daß bei diesen Bastarden keine Spur von dem Einfluß des Vaters auf die Zeichnung ihrer Blätter sich zeigte. Auch hier lag ein Fall vor, wo möglicher Weise die Zeichnung der Blätter mit dem Wetter des Jahres im Zusammenhang stand, indem die vollständige Abwesenheit einer Zeichnung sich zu gleicher Zeit, nämlich im Jahre 1909, zeigte.

In Bezug auf die verschiedene Gestalt der auf den Blättern der Bastarde sich findenden Zeichnungen ist nicht viel von Belang zu sagen. Diese Zeichnungen bestanden wie bei *Haemanthus tigrinus,* dem Vater, meist in scharf gegen das Grün der Blätter abgegrenzten braunen, mehr oder weniger langen Querstreifen; in manchen Fällen waren diese am Rande mehr oder weniger verwaschen, so daß der Einfluß von *Haemanthus tigrinus* hier nicht so deutlich hervortrat. Eigentümlich waren die Querstreifen im Jahre 1907 auf den Blättern von Bastard 23 und 24, indem dieselben am Rande nicht gradlinig, sondern gezackt waren. An der Basis der Blattoberseite bestanden die Zeichnungen, wenn sie sich hier überhaupt fanden, meistens in mehr oder weniger scharf ausgeprägten oder verwaschenen Punkten; bei den Bastarden 14 und 16 fanden sich hier zwischen diesen Punkten einige sonderbarer Weise in der Längsrichtung der Blätter verlaufende Streifchen. Weiter war es bei dem Bastard 20 im Jahre 1907 eigentümlich, daß hier die Zeichnung auf der Oberseite der Blätter an deren Basis nicht braun war, sondern sich als ein dunkleres Grün von dem hellgrünen Grunde abhob.

Namentlich ist nun aber hervorzuheben, daß die Zeichnung auf den Blättern bei den einzelnen Bastarden jedes Jahr eine andere war, die des einen Jahres nie der des vorhergehenden oder des folgenden vollständig glich. Hauptsächlich um dies darzutun, wurde im Vorstehenden das genaue

Verzeichnis über das Verhalten der einzelnen Bastarde in dieser Beziehung gegeben, und es scheint daher unnötig hier, wenn auch nur einige der hervortretendsten Beispiele aufzuführen; nur sei dies erwähnt, daß bei dem Bastard 7 die Zeichnung auf dessen Blättern im Verlauf der sechs Beobachtungsjahre am wenigsten wechselte. — Weiter dürfte es angebracht sein, darauf aufmerksam zu machen, daß selbst in einem und demselben Jahre die dann vorhandenen zwei, seltener drei Blätter in ihrer Zeichnung untereinander nicht gleich waren, sondern in derselben mehr oder weniger stark voneinander abwichen. Aber auch von diesen Erscheinungen sollen die einzelnen Fälle, um Wiederholungen zu vermeiden, nur kurz mit der Nummer des Bastardes und dem betreffenden Jahrgang angeführt werden, indem man das Nähere leicht in der vorstehenden speziellen Beschreibung des Verhaltens der Bastardblätter in den verschiedenen aufeinanderfolgenden Jahren wird nachsehen können. Einige dieser Fälle zeigten die Bastarde 1 und 2 in den Jahren 1906 und 1908, die Bastarde 3 und 4 im Jahre 1906, Bastard 9 im Jahre 1910, Bastard 19 im Jahre 1908, Bastard 20 im Jahre 1910, Bastard 22 im Jahre 1909, Bastard 26 in den Jahren 1907 und 1910, Bastard 29 im Jahre 1907. Bei Bastard 29 zeigte sich im Jahre 1909 auf beiden Seiten seiner beiden Blätter eine Verschiedenheit in der Zeichnung, während sie sich im Jahre 1908 nur auf der Blattoberseite fand. — Als Beispiele für die Verschiedenheit der Zeichnung bei dem gleichzeitigen Vorhandensein von drei Blättern sind besonders anzuführen: der Bastard 11 im Jahre 1909, Bastard 16 im Jahre 1908 und besonders Bastard 21 im Jahre 1909, während bei den am Bastard 6 im Jahre 1908 auftretenden drei Blättern diese in ihrer Zeichnung keine Verschiedenheiten zeigten. —

Nach dieser Zusammenfassung dessen, was in der speziellen Beschreibung des Verhaltens der einzelnen 30 Bastarde gesagt wurde, muß noch darauf aufmerksam gemacht werden, daß sich darin einige Angaben davon finden, daß Bastarde in zwei aufeinanderfolgenden Jahren eine und dieselbe Zeichnung ihrer Blätter gehabt hätten. In Rücksicht auf das Verhalten aller anderen Bastarde sind diese Angaben aber mit einigem Mißtrauen anzusehen; in ihrer Richtigkeit konnten sie leider, wie schon gesagt, später nicht kontrolliert werden, und wahrscheinlich fanden sich auch hier einige, wenn auch nur kleine Verschiedenheiten in der Blattzeichnung.

Wenn man nach den Ursachen forscht, welche in den verschiedenen Jahren die verschiedene Zeichnung auf den Blättern eines jeden der genannten Bastarde hervorgerufen haben könnte, so kann man kaum sagen, daß hier äußere Verhältnisse von Einfluß gewesen seien, wenn auch in manchen oben angeführten Fällen an verschiedenen der Bastarde in einem und demselben Jahre die Zeichnung der Blätter eine ähnliche war. Es liegen hier vielmehr, wie an so vielen Orten, innere, unerklärliche Anlagen vor, nach welchen die von den Eltern der Bastarde ererbten Anlagen nicht nur in jedem einzelnen Bastard Zeit seines Lebens zur Geltung

kommen, sondern wo an den einzelnen Bastarden in dem einen Jahre bald diese, in dem anderen Jahre bald jene von den Eltern ererbte Anlage in die Erscheinung tritt: In den vorliegenden Fällen überwiegt in dem einen Jahre mehr die vom Vater, *Haemanthus tigrinus*, ererbte Anlage auf der Unterseite der Blätter braune Querstreifen zu bilden, in anderen Jahren wurde sie mehr oder weniger, manchmal sogar vollständig zurückgedrängt, und die Zeichnungslosigkeit, welche die Blätter der Mutter, des *Haemanthus coccineus*, auf deren Unterseite charakterisieren, gewann die Oberhand. Als besonders bemerkenswert sei noch einmal hervorgehoben, daß bei den Bastarden eine Eigenschaft, welche deren Mutter gänzlich fehlt und an dem Vater sich nur selten zeigt, in einzelnen Fällen eine Steigerung erfahren hat; es ist dies die Zeichnung der Oberseite der Blätter an deren Basis.

Es sei noch einmal betont, daß die vorstehenden, sechs Jahre hintereinander angestellten Beobachtungen wohl insofern einigen Wert haben, als sie ein unwiderlegliches Beispiel dafür bieten, daß mehrjährige Bastarde im Laufe ihres Lebens sich nicht gleich bleiben, daß an ihnen bald in dem einen Jahre der Charakter ihres Vaters, bald in dem anderen der Charakter ihrer Mutter mehr in die Erscheinung treten kann, und daß man also nach Beobachtungen solcher Bastarde, welche an diesen nur im Verlauf einer einzigen Jahresperiode angestellt wurden, keinen Schluß auf deren Verhalten, wie es im Verlauf ihres ganzen Lebens stattfindet, machen darf.

Über die Chlorzinkjod-Reaktion der Zellulose.

Von

J. Nowopokrowsky.

Beim Gebrauch von Chlorzinkjod erfährt man nicht selten Enttäuschungen, indem die Zellulose, statt sich blau oder violett zu färben, braunviolette, schmutzigrote, rote oder sogar braune Töne annimmt.

Aber auch genau nach den empfohlenen Rezepten hergestelltes Chlorzinkjod wirkt nicht immer gleich. In einem Falle färbt es die Zellulose blau, im anderen Falle — violett und im dritten Falle — rot. Dementsprechend betrachten einige Autoren die blaue Färbung als die für reine Zellulose typische, andere (die Mehrzahl) die violette, die dritten [Techniker, z. B. Herzberg[1]] die rote.

Außerdem verändert sich das Chlorzinkjod sehr bald, besonders durch Wasserzusatz.

Meine Aufmerksamkeit der Chlorzinkjod-Reaktion zuwendend, suchte ich nach einer möglichst einfachen und sicheren Art ihrer Anwendung.

Als Versuchsmaterial diente mir für die makrochemische Reaktion Filtrierpapier[2], für die mikrochemische Stengelquerschnitte von *Cucurbita Pepo*.

Die Reaktion besteht bekanntlich in folgendem: Das Zinkchlorid wie auch die Schwefelsäure wandelt die Zellulose in das sogenannte Amyloyd um, welches vom Jod blaugefärbt wird.

Was Amyloid vorstellt, ist mit Sicherheit nicht festgestellt. Noch weniger bekannt ist das Produkt der Einwirkung von Jod auf Amyloid.[3]) Jedenfalls ist das Amyloid kein chemisches In-

---

[1]) Herzberg, W., Papierprüfung. 3. Aufl. Berlin 1907. S. 88.

[2]) Schultze, E. F., Durchfrorenes Filtrierpapier d. Papierfabrik „Rappin".

[3]) Über die sogenannte Jodstärke, die dem Jodamyloid analog ist, liegt eine ziemlich umfangreiche Literatur vor. Siehe: Czapek, Biochemie der Pflanzen. Bd. I—II. Jena 1905. — Wiesner, J., Die Rohstoffe des Pflanzenreiches. 2. Aufl. Bd. I—II. Leipzig 1900—1905.

dividuum. Nach Schwalbe[1]) ist es ein Gemisch der Produkte der Hydratation und Hydrolyse der Zellulose (Hydratzellulose + Hydrozellulose).

Zur Bildung der einen als auch der anderen ist augenscheinlich eine hinreichende Menge Wasser nötig. Meine Versuche ergaben, daß zur vollständigen und schnellen Umwandlung der Zellulose in Amyloid es am besten ist, vor Anwendung des Zinkchlorids (oder auch Schwefelsäure) die Zellulose anzufeuchten. Fügte man Wasser direkt zum Zinkchlorid, ohne die Zellulose selbst zu befeuchten, so verwandelt sich die Zellulose (vergl. die Herstellung von Pergamentpapier) nur an ihrer Oberfläche in Amyloid. Je konzentrierter vielmehr das Zinkchlorid ist, desto schneller und vollständiger wandelt es die befeuchtete Zellulose in Amyloid um.

Die Anwesenheit von Wasser ist, wie für die Jodreaktion auf Stärke,[2]) auch im zweiten Stadium der Reaktion — bei der Wirkung von Jod auf Amyloid — erforderlich. Bei ungenügender Wassermenge findet keine Färbung statt, oder nur eine schwache und langsam eintretende. Bei zu großer Wassermenge wird die zunächst eingetretene blaue Farbe immer schwächer und verschwindet zuletzt ganz. Außerdem zerfällt das Amyloid infolge der starken Diffusionsströme, welche bei Berührung des Zinkchlorids (oder der Schwefelsäure) mit Wasser entstehen, an der Oberfläche in kleine Stücke, die vom Wasser abgespült werden.

Die Anwesenheit des Zinkchlorids befördert, wie dies für Schwefelsäure bekannt ist[3]), im zweiten Stadium der Reaktion die Färbung des Amyloids durch Jod. Wäscht man vor Einwirkung des Jods das Zinkchlorid aus, so tritt eine schwächere Färbung durch Jod ein. Dies kann dadurch erklärt werden, daß das Amyloid ein Gemenge von Stoffen ist, von denen die einen nur in Gegenwart von Zinkchlorid, die anderen auch mit Jod allein sich bläuen. Daher wird nach Entfernung des Zinkchlorids die Färbung augenscheinlich eine schwächere sein, da nur die Stoffe der zweiten Gruppe sich bläuen. Die schon erwähnte mechanische Entfernung von Teilchen des Amyloids durch Wasser spielt ebenfalls eine gewisse Rolle in der Abschwächung der Färbung.

Wie für Stärke die blaue Färbung durch Jod die typische ist, die durch Jodkalium in violett (eine schwächere Jodkaliumlösung) oder rot (stärkere Jodkaliumlösung) übergeführt wird,[4]) so muß auch für das Amyloid die blaue Färbung durch Jod als die typische gelten. Eine violette bis rote Färbung tritt nur dann ein, wenn das Reagenz eine mehr oder weniger große Menge von Jodkalium enthält, was in den üblichen Rezepten (Schultze,

[1]) Schwalbe, C., Zur Kenntnis der Hydro- und Hydratzellulose. (Zeitschr. f. angew. Chemie. 20. 1907. II. S. 2166—2172.)

[2]) Siehe Vogel, Über die Nichtbläuung trockener Stärke durch in absolutem Alkohol gelöstes Jod. (Jahresber. üb. die Fortschr. d. Chemie. 1873. S. 84.)

[3]) Vgl. Beilstein, F., Handbuch der organischen Chemie. III. Aufl. Bd. I. 1893. S. 1077—78.

[4]) Naegeli, W., Beiträge z. näheren Kenntnis d. Stärkegruppe. Leipzig 1874.

von Höhnel[1]), Behrens[1]), Herzberg[2]) der Fall ist. Nach Auswaschen des Jodkaliums geht die violette oder rote Färbung wieder in die blaue über.[3]) Enthält das Reagenz viel Jod, so tritt diese Wirkung des Jodkaliums nicht so stark hervor, wie es der Fall ist, wenn es nur wenig Jod enthält. Wird eine Lösung von Jodjodkalium, welche eine blaue bis blauviolette Färbung des Amyloids gibt, mit Wasser verdünnt, so geht die Färbung des Amyloids alsbald in violett bis rötlich über. Dasselbe läßt sich beim Verdünnen des Chlorzinkjods beobachten. Darin liegt eine häufige Ursache für das Schlechtwerden dieses Reagenzes.

Nach dem Gesagten sind die für die Reaktion günstigen Bedingungen folgende.

1. Die Zellulose muß mit Wasser gesättigt sein.
2. Die Zinkchloridlösung muß eine konzentrierte sein.
3. Zur Färbung des Amyloids mit Jod ist eine genügende Menge Wasser nötig, und
4. Zinkchlorid förderlich.
5. Jod muß möglichst viel enthalten sein,
6. Jodkalium möglichst wenig.

Von diesen Sätzen ausgehend, versuchte ich eine Chlorzinkjodlösung zusammenzustellen, die eine typisch blaue und genügend intensive Färbung ergeben würde. Doch bin ich bis jetzt zu keinen ganz befriedigenden Resultaten gekommen, hauptsächlich da die Bedingungen 5 und 6 bis zu einem gewissen Grad einander ausschließen (für die Auflösung einer großen Menge Jodes ist eine große Menge Jodkalium erforderlich).

Folgendermaßen bereitetes Chlorzinkjod gibt verhältnismäßig gute Resultate.

20 g Zinkchlorid werden in 8,5 ccm Wasser gelöst. Zur abgekühlten Lösung fügt man tropfenweise (aus einer Burette) die Jodjodkaliumlösung — 3 g Jodkalium und 1,5 g Jod in 60 ccm Wasser — unter beständigem Schütteln bis zur Bildung eines nicht verschwindenden Jodniederschlages. Gewöhnlich genügt der Zusatz von ungefähr 1,5 ccm der Jodjodkaliumlösung. Vor der Anwendung des Chlorzinkjods muß die Zellulose etwas angefeuchtet sein (siehe oben).

Infolge Mangels an Jod (und Wasser) färbt ein solches Chlorzinkjod die Zellulose zwar typisch blau, aber nicht genügend intensiv. Übrigens läßt die Färbung sich verstärken, wenn man, nachdem das Präparat einige Sekunden im Chlorzinkjodtropfen gelegen, zu diesem eine geringe Menge Jodjodkaliumlösung (1 % Jod und 1 % Jodkalium) zufügt.[4])

---

[1]) Behrens, W., Tabellen zum Gebrauch bei mikroskopischen Arbeiten. Leipzig 1898.

[2]) l. c. Das von drei Autoren empfohlene Rezept, welches Poulsen in seiner „Botanischen Mikrochemie“ (Seite 10 der russischen Übersetzung, Moscau 1883) erwähnt, ist mir unbekannt.

[3]) Bei dem längeren Liegen im Wasser entfärbt sich bekanntlich das Jodamyloid (siehe oben).

[4]) Nach alleiniger Hinzufügung von Wasser nimmt die Färbung an Intensität zwar zu, geht davon aber etwas ins violette über. (Vgl. das oben Gesagte vom Verdünnen des Reagenzes.)

Schließlich griff ich zur Methode der getrennten Lösungen, wie sie von Russow[1]) für die Jod-Schwefelsäure-Reaktion vorgeschlagen worden ist.

Diese Methode besteht in Folgendem. Das Präparat wird einige Sekunden in einem Tropfen der Jodjodkaliumlösung (1 % Jod, 1 % Jodkalium) gehalten. Darauf wird es in eine starke Lösung von Zinkchlorid (etwa 2 Teile Zinkchlorid auf 1 Teil Wasser) übertragen (das Präparat muß in dem Tropfen der Lösung eintauchen und nicht auf dessen Oberfläche schwimmen; es ist von Nutzen, das Präparat mit der Nadel innerhalb des Tropfens zu bewegen; erst wenn es — nach einigen Sekunden — blau geworden ist, und der braune Farbton verschwindet, wird es mit dem Deckgläschen bedeckt). Das Präparat muß sich intensiv blau färben. Sollte die Farbe aus irgend einem Grunde (Mangel an Jod, an Wasser) nicht genügend intensiv sein, so wird dem Präparate eine kleine Menge Jodjodkalium zugegeben.

Es versteht sich, daß ein solches Verfahren allen obigen Anforderungen genügt. Außerdem bietet er einige andere Vorzüge im Vergleich zu den üblichen Methoden (Anwendung von Chlorzinkjod nach Schultze, Behrens, von Höhnel).

1. Das Verfahren ist zuverlässig und einfach.
2. Beide Lösungen halten sich lange.
3. Falls die eine Lösung verdirbt, läßt sie sich leicht erneuern.
4. Der Fond des Gesichtsfeldes ist hell.

J. Nowopokrowsky.

15. Mai 1911.

Botanisches Laboratorium des Alexeischen Donschen
Polytechnischen Instituts zu Nowotscherkassk.
Arbeit No. 3.

---

[1]) Vgl. Zimmermann, Botanische Mikrotechnik. Tübingen 1892.

Untersuchungen über den Geotropismus der Rhizoiden.

Von

Hans Bischoff.

Mit 12 Abbildungen im Text.

I. Teil.

Die Rhizoiden der Lebermoosbrutknospen.

I. Kapitel.

Historisch-kritische Vorbemerkungen.

Schon mehrfach sind die tropistischen Eigenschaften der Rhizoiden von Lebermoosbrutknospen Gegenstand eingehenden Studiums gewesen. Besonders ihr Heliotropismus wurde studiert, aber auch Untersuchungen über den Geotropismus liegen vor. Was den ersteren anbelangt, so stimmen von Anfang an alle Forscher darin überein, daß die Rhizoiden sich negativ heliotropisch vom Lichte abwenden, und eigene Beobachtungen können dies bestätigen. Unsicher sind dagegen noch immer die Ansichten über den Geotropismus. Die ersten diesbezüglichen Versuche rühren von Pfeffer (8) her, der Brutknospenkulturen von *Marchantia polymorpha* und *Lunularia cruciata*, die hängend gezogen worden waren und Rhizoiden nach abwärts getrieben hatten, um 180° drehte, so daß nun die Rhizoiden frei in die Luft emporragten. Nach einigen Tagen krümmten sich die Spitzen der Rhizoiden nach abwärts. Es wird aber die Frage offen gelassen, ob diese Krümmungen auf eine Verringerung des Turgors oder auf einen Einfluß der Schwerkraft zurückzuführen seien.

Später hat Haberlandt (5) Untersuchungen über den Geotropismus der Brutknospenrhizoiden von *Marchantia* und *Lunularia* angestellt. Er kommt dabei auf Grund sorgfältiger Versuche zu dem Resultat, „daß die fortwachsende Spitze des Organes unter dem Einfluß der Schwerkraft ihre Wachstumsrichtung ändert.“ Die

Versuchsmethode war folgende: Auf einen Objektträger wurde ein rechteckig ausgeschnittener Papprahmen gelegt, der mit Wasser durchtränkt war und infolgedessen an der Unterlage festhaftete. Es konnte also der Objektträger vertikal aufgestellt werden, ohne daß ein Abfallen des Papprahmens zu befürchten war. An der oberen inneren Seite des Rahmens wurden nun Brutknospen der genannten Lebermoose ausgesät, die ebenfalls durch Wasser hängend gehalten wurden. Zu der Seite, an der sich die Brutknospen befanden, fand eine genügende Wasserzufuhr durch einen Fließpapierstreifen statt. Ein auf den Papprahmen aufgelegtes Deckglas sorgte für den Abschluß der feuchten Kammer. Um die heliotropischen Krümmungen auszuschließen, die bei einseitiger Beleuchtung sicher aufgetreten wären, mußte der vertikal aufgestellte Objektträger auf einer in horizontaler Ebene rotierenden Klinostatenscheibe befestigt werden. Der gänzliche Ausschluß des Lichtes ist unzulässig, da im Dunkeln die Rhizoiden spärlich oder auch gar nicht wachsen. Nachdem an den hängenden Brutknospen Rhizoiden entstanden waren, wurde der Objektträger um 90° gedreht, und dabei ergab sich nach einiger Zeit das bereits oben zitierte Resultat. Über die Krümmung selbst äußert sich Haberlandt in folgender Weise: „Ein merkwürdiges Verhalten der Rhizoiden, welches ich wiederholt, doch nicht an jedem Rhizoide beobachtet habe, besteht darin, daß das nach der geotropischen Krümmung schräg abwärts wachsende Rhizoid nach einiger Zeit in derselben Ebene sich ein zweites Mal, eventuell selbst ein drittes Mal abwärts krümmt. Wenn diese zweite respektive dritte Krümmung gleichfalls eine geotropische Reizkrümmung ist, was wohl kaum zu bezweifeln sein dürfte, so zeigen die Rhizoiden eine periodische Änderung, und zwar eine Steigerung ihrer geotropischen Empfindlichkeit, infolge welcher ihr Grenzwinkel früher oder später verkleinert wird." — Daß bei der Versuchsanstellung Haberlandts alle nötigen Vorsichtsmaßregeln getroffen waren, kann nicht bestritten werden.

Neuerdings ist nun eine Arbeit von Weinert (14) erschienen, in der der gleiche Gegenstand behandelt wird. Dem Verfasser war die Arbeit von Haberlandt nicht bekannt, er griff daher auf den Pfefferschen Versuch zurück, der mit demselben Erfolge wiederholt wurde. Die Abwärtskrümmung der Spitzen der Rhizoiden kann bei dieser Versuchsanstellung, wie erwähnt, sowohl auf mangelnden Turgor wie auf geotropische Reaktion zurückgeführt werden. Eine sichere Entscheidung hält auch Weinert nicht für möglich. Es wurden daher von ihm neue Versuche in der Art angestellt, daß Objektträger, mit Fließpapier umwickelt, vertikal in einem Becherglase aufgerichtet wurden, wobei das untere Ende des Fließpapieres in Wasser tauchte. An der vertikalen Fläche wurden dann die Brutknospen von *Marchantia* ausgesät und eine doppelte Glasglocke darüber gedeckt, um genügende Luftfeuchtigkeit herzustellen. Für genügende Helligkeit unter Vermeidung einseitig einfallenden Lichtes sorgte ein entsprechend aufgestellter Schirm. Nun beobachtete Weinert die Anlage der Rhizoiden mit

einem Horizontalmikroskop. Dabei ergab sich, daß auf der unteren, nach abwärts gekehrten Hälfte der Brutknospen mehr Rhizoiden entstanden als auf der oberen, was ohne Zweifel auf einen Einfluß der Schwerkraft zurückzuführen ist und von Weinert auch so aufgefaßt wird. Die auf den oberen Hälften der Brutknospen entstandenen Rhizoiden waren schräg nach aufwärts gerichtet und behielten diese Richtung, obwohl sie weitergewachsen waren, noch während zweier folgender Beobachtungstage bei. Die längeren Rhizoiden waren nach dieser Zeit mit der Spitze etwas nach abwärts gekrümmt; ebensoviele sollen aber auch ihre Spitze nach oben gerichtet haben, was freilich aus der von Weinert beigegebenen Zeichnung nicht hervorgeht. Diese Krümmungen werden nun wie bei dem Pfefferschen Versuch als auf Turgorverlust beruhend oder vielleicht auch von anderen Einflüssen, aber nicht vom Geotropismus, abhängig gedeutet. Die Versuche mußten schon drei Tage nach dem Auswachsen der Rhizoiden abgebrochen werden, da die Rhizoiden nach dieser kurzen Zeit bereits kollabierten.

Diese Tatsachen, sowie der Umstand, daß die Rhizoiden auch an liegenden Brutknospen unter gewissen Umständen nach oben emporwachsen können, bestimmen Weinert zu folgendem Schlusse: „Die Rhizoiden der Brutknospen sind nicht geotropisch, weder beim Auswachsen noch auch dann, wenn sie schon eine beliebige Länge erreicht haben.“

Im Oktober 1910 stellte mir Herr Hofrat Professor Dr. Haberlandt die Aufgabe, die Richtigkeit der Weinertschen Angaben nachzuprüfen. Auf Grund meiner Untersuchungen komme ich nunmehr zu einer Ansicht, die mit der von Weinert vertretenen in Widerspruch steht.

Absichtlich habe ich im Vorstehenden die Weinertschen Versuchsangaben näher geschildert, um an der Hand derselben auf die einzelnen Fehler, die sich darin finden, eingehen zu können. — Die hauptsächlichsten Schwierigkeiten bei dem Operieren mit den frei in die Luft hineinragenden Brutknospenrhizoiden liegen in ihrer außerordentlichen Empfindlichkeit gegenüber Feuchtigkeitsschwankungen und in ihrem starken negativen Heliotropismus. Während der letztere aber leicht durch Anwendung eines Klinostaten oder vorgestellten Schirmes ausgeschaltet werden kann, stößt die Erhaltung der gleichmäßigen Feuchtigkeitssättigung der Luft, besonders auch während des Beobachtens mit dem Mikroskop, auf mannigfache Schwierigkeiten. Schon ein geringer Unterschied in dem Feuchtigkeitsgehalt der Luft kann ein Kollabieren der Rhizoiden bedingen. Bei der oben angeführten Versuchsanstellung von Haberlandt waren die beiden Hauptschwierigkeiten aus dem Wege geschafft, da die feuchte Kammer während des Mikroskopierens nicht geöffnet zu werden brauchte und für allseits gleiche Beleuchtung gesorgt war. Weinert dagegen gibt nichts darüber an, wie er die Beobachtung seiner Kulturen mit dem Horizontalmikroskop vornahm. Da er aber eine doppelwandige Glasglocke über das Becherglas, in dem der Objektträger stand, gestülpt hatte, muß man wohl annehmen, daß diese während des Beobachtens abgehoben

wurde. Denn anders wäre eine Beobachtung mit dem Horizontalmikroskop nicht möglich gewesen. Daß aber der dabei eintretende trockenere Luftstrom — die Außenluft ist sicher trockener gewesen als die in dem geschlossenen Gefäß enthaltene — eine Schädigung der Rhizoiden bedingen konnte und auch tatsächlich bedingt hat, ist klar. Schon nach drei Tagen kollabierten sie bei dieser Art der Beobachtung, wie Weinert selbst angibt. Wie die seiner Abhandlung beigefügte Zeichnung aber zeigt, befanden sich die Rhizoiden zu dieser Zeit in einem verhältnismäßig jungen Entwicklungsstadium. Sie haben vielfach kaum die Länge des Durchmessers einer Brutknospe erreicht, wogegen es mir gelang, im feuchtigkeitsgesättigten Raum kräftige Rhizoiden von drei- bis vierfacher Brutknospenlänge zu erzielen. Daraus ergibt sich also von vornherein die Hinfälligkeit der Weinertschen Behauptung, daß Rhizoiden „von jeder beliebigen Länge“ nicht geotropisch seien. — Auf die Gründe, die das anfangs scheinbare Fehlen der geotropischen Sensibilität bedingen, werde ich später zu sprechen kommen.

II. Kapitel.

Versuchsanordnungen.

Anfangs wurde bei meinen Experimenten die von Haberlandt angegebene Versuchsanordnung angewandt. Die Kulturen wurden teils in den Räumen des Botanischen Instituts, teils in den dazugehörigen Kalt- und Warmhäusern aufgestellt, aber in allen Fällen mit negativem Erfolge, der höchstwahrscheinlich auf störende Substanzen, die in der benutzten Pappe vorhanden waren, zurückzuführen ist. Auch ein vorheriges Auskochen der Pappe bewirkte keine Änderung. Daß auch in das Substrat keine Rhizoiden hineingewachsen waren, ging daraus hervor, daß sich die Brutknospen mit Wasser ohne weiteres von der Unterlage, dem Papprahmen, abheben ließen. — Als diese Methode auf Schwierigkeiten stieß, wurde folgende neue Versuchsanordnung getroffen, die sich als recht zweckmäßig erwies und deshalb auch während der ganzen Versuchszeit beibehalten werden konnte. Große dünnwandige Petrischalen von 15 cm Durchmesser und 2,5 cm Höhe wurden am Rande mit dicken Fließpapierstreifen ausgelegt, die mit Wasser vollgesogen waren. In diesen Fließpapierring klemmte ich parallel zwei Streifen aus Spiegelglas, die 12 cm lang, 2 cm breit und 2,5 mm dick waren. Diese Glasstreifen wurden vorher ebenfalls mehrmals mit nassem Fließpapier umwickelt. Die Streifen waren so eingesetzt, daß sie dem Deckel und Boden der Schale die Schmalseiten, nicht die Fläche zukehrten. Die Brutknospen wurden nun am Rande der Streifen so ausgesät, daß sie ihre Kante dem Beschauer zuwandten und man sie also beim Beobachten mit dem Horizontalmikroskop in der Profilansicht sah. Dann konnte der Glasdeckel darübergedeckt und der schmale Raum zwischen Deckel

und Schale mit feuchtem Fließpapier ausgelegt werden, damit von außen keine trockene Luft hineingelangen konnte. Diese feuchten Kammern wurden in Tonschalen, deren Boden immer mit Wasser bedeckt war, vertikal gestellt, so daß die Luft in der Schale gleichmäßig feucht erhalten wurde. Sämtliche Kulturen, die in dieser Art angelegt waren, wurden im Gewächshaus aufgestellt, wo sie bei einer Temperatur, die während der Wintermonate zwischen 18° C und 22 ° C schwankte, vorzüglich gediehen. Da die Temperatur annähernd konstant blieb, trat nur selten ein Beschlagen der Wände der feuchten Kammern ein, das die Beobachtung dann freilich störte. Ein Öffnen der Schale mußte nach Möglichkeit aus den oben angeführten Gründen vermieden werden, da selbst bei einem Feuchtigkeitsgehalt von 80—90 %, wie er in dem Treibhause mit einem Haarhygrometer gemessen wurde, die Rhizoiden sehr bald geschädigt wurden. — Die Brutknospen in den Schalen ließen sich unter diesen Bedingungen mit dem Horizontalmikroskop meist gut durch die dünne Deckelwand der Schale hindurch beobachten. Je nach den Fragen, die zu beantworten waren, wurden die Schalen nun so gestellt, daß die Brutknospen auf den horizontalen Streifen lagen oder an ihnen hingen, oder daß die Streifen vertikal standen und die Brutknospen also sich in derselben Ebene befanden. Anfänglich wurden zu den einzelnen Versuchen durchschnittlich 50 Brutknospen von *Marchantia polymorpha* oder *Lunularia cruciata* genommen, später jedoch weniger, um das Bild möglichst übersichtlich zu erhalten.

Was die Verwendung dieser feuchten Kammern für Klinostatenversuche anbelangt, so machte auch diese weiter keine Schwierigkeiten. Die Schale selbst wurde mit geschmolzenem Wachs an der Scheibe eines Pfefferschen Klinostaten befestigt, indem über die erhitzte Metallplatte flüssig gemachtes Wachs gegossen und die Glasschale dann fest darauf gedrückt und abgekühlt wurde. Die so angebrachten Schalen saßen sehr fest. Danach wurden die Kulturen wie gewöhnlich hergerichtet. Eine dauernde Wasserzufuhr war, wie sich bei späteren Versuchen ergeben hatte, nicht nötig, und es genügte, wenn das Papier täglich neu befeuchtet wurde. Dies konnte ohne Öffnen der Schalen vorgenommen werden. Sollten diese Klinostatenkulturen mikroskopisch untersucht werden, so war es natürlich nötig, die Rotation für die Dauer der Beobachtungszeit zu unterbrechen. Diese Unterbrechung hatte jedoch keinerlei störenden Einfluß. — Bei all diesen Versuchen war die Gefahr des Kollabierens, die eine zu trockene Luft leicht mit sich bringen konnte, beseitigt. Die Schalen wurden im Treibhause so aufgestellt, daß sie allseits von gleichem diffusem Lichte getroffen wurden. Es kam dabei der Umstand sehr zu statten, daß während der ganzen Versuchszeit von Mitte November bis Ende Februar nur an wenigen Tagen der Himmel nicht bewölkt war. Das Auftreten von heliotropischen Krümmungen war bei der gewählten Aufstellung ausgeschlossen.

III. Kapitel.

Die Bedingungen für das Entstehen der Rhizoiden.

Im Folgenden soll nun zunächst auf die Bedingungen, die für das Auswachsen der Rhizoidinitialzellen von Wichtigkeit sind, eingegangen werden Diese sind für *Marchantia polymorpha* sowohl wie auch für *Lunularia cruciata* die gleichen. Es sei hier bemerkt, daß diese beiden Arten für alle folgenden Untersuchungen als Versuchsobjekte dienten. Pfeffer (18) war anfangs auf Grund seiner eingehenden Experimente zu der Ansicht gekommen, daß „durch Beleuchtung das Hervorwachsen von Wurzelhaaren auf der vom Licht getroffenen Seite in keiner Weise verhindert wird", und daß „sowohl unter der alleinigen Wirkung der Erdschwere, wie auch unter der alleinigen Wirkung des Kontaktes mit einem soliden Körper Wurzelhaare aus den Brutknospen von *Marchantia* hervorgelockt werden, wenn nur gewisse notwendige Keimungsbedingungen, genügende Feuchtigkeit, Temperatur und auch Beleuchtung dargeboten sind." Später erkannte er nach Untersuchungen von Zimmermann (15) auch dem Licht einen beträchtlichen Einfluß zu, indem er feststellte, daß einseitige Beleuchtung das Auswachsen der Wurzelhaare hemme. Er konstatierte ferner den entwicklungshemmenden Einfluß trockener Luft, wobei er zu dem Schlusse kam, daß an horizontal hängenden Brutknospen je nach dem Feuchtigkeitsgrade der Luft die freie Unterseite oder die im Kontakt mit dem Substrat stehende zenithwärts gekehrte Seite zahlreiche und längere Rhizoiden bilde. Außerdem sollen sich nach Pfeffer die Rhizoiden in feuchter Luft oft besser entwickeln als im Wasser, was ich bestätigen kann.

Neuerdings stellte Dachnowski (3) die Feuchtigkeit als Hauptfaktor in den Vordergrund und meinte, daß sich eine Einwirkung des Lichtes und der Schwerkraft fast gar nicht erkennen lasse. Als ein weiterer Faktor für die Entwicklungsvorgänge komme das Alter der Brutknospen in Betracht, sowie ihre Herkunft von vegetativen oder geschlechtlichen Thallomen. Als Optimum für das Auskeimen wird eine Temperatur von 25—30° C angegeben. Auch chemische Reize sind nach Benecke (1) von großer Bedeutung. So konnte auch ich einmal die Beobachtung machen, daß in ein bestimmtes, wohl nicht besonders gut gereinigtes Filterpapier keine Rhizoiden hineinwuchsen, was bei Anwendung eines anderen Fließpapieres sofort eintrat. Auch das Ausbleiben der Rhizoidenbildung in den Kulturen in Papprahmen möchte ich auf eine derartige Ursache zurückführen. Dachnowskis Behauptung, daß Licht und Schwerkraft so gut wie gar keinen Einfluß auf das Auswachsen der Brutknospenrhizoiden haben, ist meiner Ansicht nach nicht richtig. Denn wie bereits Weinert nachgewiesen hat und wie ich bestätigen kann, ist eine vorherige Beleuchtung der Brutknospen nötig, um die Rhizoiden zu guter Entwicklung zu bringen. — Daß auch die Schwerkraft für das Auswachsen der Wurzelhaare in Betracht kommt, geht aus folgender Beobachtung

hervor. Zieht man eine Kultur von Brutknospen von *Marchantia* oder *Lunularia* an vertikalem Glasstreifen, wie oben angegeben wurde, so zeigt sich nach einiger Zeit, daß auf den unteren Hälften der Brutknospen mehr Rhizoiden entstehen wie auf den oberen, ein Unterschied, den ich bei Klinostatenkulturen (Rotation an horizontaler Achse) niemals feststellen konnte. Daß es hier nicht Luftfeuchtigkeitsdifferenzen sein können, die diese Erscheinung bedingen, ist mit Sicherheit daraus zu folgern, daß an sämtlichen Brutknospen, die sich in derselben feuchten Kammer befanden, gleichgiltig in welcher Höhe sie angebracht waren, dieselbe Erscheinung wahrzunehmen war. Einige Zahlenbeispiele mögen zur Veranschaulichung dieser immerhin bemerkenswerten Tatsache dienen. Die Zahl der Rhizoiden auf der unteren Brutknospenhälfte verhielt sich zu der auf der oberen Hälfte bei *Marchantia* z. B. wie 15 : 1, 17 : 3, 39 : 6, 28 : 5 etc.; bei *Lunularia* wie 31 : 11, 39 : 5 etc. In Klinostatenkulturen, bei denen man keine physikalisch obere und untere Hälfte der Brutknospen unterscheiden kann, lagen dagegen Verhältniszahlen vor, wie z. B. 28 : 32 bei *Marchantia* und 29 : 36 bei *Lunularia*. Es besteht also zwischen den fixierten und den in Rotation befindlichen Kulturen in dieser Hinsicht ein großer Unterschied. — Wenn die Brutknospen unter solchen Kulturbedingungen älter werden und wahrscheinlich alle Initialzellen auf der unteren Hälfte ausgewachsen sind, dann entstehen freilich auch noch auf der oberen Seite Rhizoiden, doch wird wohl nie die Zahl der auf der unteren Seite hervorgewachsenen erreicht. Diese Erscheinung ist daher am besten an Brutknospen, deren Rhizoiden eben erst hervorbrechen, zu konstatieren.

Es sei mir hier gestattet, einige Bemerkungen einzuschalten, die die Erscheinung des reichlichen Auswachsens der Rhizoiden auf der unteren Hälfte der vertikal gestellten Brutknospen vielleicht zu erklären imstande sind.[1]) Da diese Erscheinung, wie erwähnt, am Klinostaten nicht zu beobachten ist, muß man annehmen, daß sie durch die Schwerkraft bedingt wird, also nach Sachs (Flora. 94. pag. 231: „Physiologische Notizen") und Pfeffer (Pflanzenphysiologie. I. pag. 21) als barymorphotisch zu bezeichnen ist. Es lag natürlich nahe, nach Analogie der Statolithentheorie des Geotropismus auch hier nach Inhaltskörpern zu suchen, die sich unter dem Einfluß der Schwerkraft verlagern und dadurch vielleicht den Anstoß zur Rhizoidbildung geben. Wie bekannt, durchziehen die Rhizoidinitialzellen bei *Lunularia* die Brutknospen von einer Seite zur anderen unweit des Randes. Es sind lange, bogenförmig gekrümmte Zellen, deren konkave Seite gegen den Rand der Brutknospe gewendet ist. Die Wände der Initialzellen stehen mehr oder weniger senkrecht zur gewölbten Oberfläche der Brutknospe, wodurch schon ihre bogige Gestalt bedingt wird. Im Innern der

[1]) Die nachstehend beschriebenen Beobachtungen über Umlagerung des Kernes und der Stärkekörner in den Rhizoidinitialen und ihre Bedeutung für den Ort der Anlage der Rhizoiden hat nach mündlicher Mitteilung Herr Prof. Haberlandt schon vor längerer Zeit angestellt und gedenkt darüber später eingehend zu berichten.

Initiale liegt in reichlichem Plasma eingebettet ein großer Kern, der von ansehnlichen Stärkemengen umgeben ist. Der Zellkern samt den ihn umgebenden Stärkekörnern ist umlagerungsfähig. Wie sich aus Schnittserien durch Brutknospen, die in bestimmte Lage gebracht und in Juelscher Lösung fixiert worden waren, mit Sicherheit ergab, liegt der Kern stets auf der physikalisch unteren Zellwand. Wird also eine Lunulariabrutknospe vertikal aufgestellt, so müssen in der unteren Brutknospenhälfte die Kerne mitsamt der Stärke in die unteren, der Außenwand zugekehrten Winkel der Initialzellen hinabsinken und dort einen Druck auf die Plasmahaut ausüben. Nach welcher Seite, ob nach der dem Substrat zugekehrten oder abgewandten, sich der Kern bei vertikal aufgestellten Brutknospen bewegt, dürfte größtenteils von seiner vorherigen Lage abhängen. Dagegen werden in den Initialzellen der oberen Brutknospenhälfte die Kerne infolge der Gestalt der Initialen das Bestreben haben, nach dem Innern der Brutknospe hinzusinken. Der Vergleich mit der nebenstehenden schematischen Figur 1 macht dies ohne weiteres klar. Figur 1a[1]) zeigt dies Verhältnis für *Lunularia.* Analoge Betrachtungen lassen sich auch für Marchantiabrutknospen (Fig. 1b) anstellen, nur mit dem Unterschiede, daß hier die Initialzellen nicht durchgängig sind und daß bedeutend weniger Stärke in ihnen vorhanden ist, die aber auch um den Zellkern gruppiert und mit demselben umlagerungsfähig ist. In vertikal gestellten Brutknospen entwickeln sich also jene Initialen vor allem zu Rhizoiden, in welchen Kern und Stärke auf die den Außenwänden anliegende Plasmakante drücken, und darin liegt eine gewisse Bestätigung der Ansicht, daß dieser Druck für die Rhizoidbildung von Bedeutung sei.

IV. Kapitel.

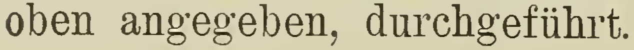
Der Geotropismus der Rhizoiden.

Wenn die jungen Rhizoiden auszuwachsen beginnen, so stehen sie anfänglich etwa senkrecht zu der betreffenden Stelle der Brutknospenoberfläche, d. h. also, es wächst das Rhizoid zunächst in der Richtung seiner Mutterzelle weiter, ohne darin durch äußere Kräfte, z. B. die Schwerkraft, beeinflußt zu werden. Auf Grund seiner Experimente war Pfeffer bereits zu der Ansicht gekommen, daß in den Brutknospen unter Voraussetzung der nötigen Keimungsbedingungen eine „eigene Kraft“ zur Geltung kommt, „welche bestrebt ist, die hyalinen Zellen zu Wurzelhaaren ausbilden zu lassen.“ „Diese eigene Kraft“, fährt Pfeffer fort, „wollen wir uns als eine zu den an Punkten der konvexen Flächen der Brutknospen angelegten Tangenten rechtwinklige und nach außen wirkende vorstellen.“ Es tritt also, um es kurz zu sagen, autogener Exotropismus

[1]) Die Pfeile an dieser wie an den folgenden Figuren geben die jeweilige Richtung der Schwerkraft an.

auf. — Wenn nun Weinert nach seinen Untersuchungen den Brutknospenrhizoiden den Geotropismus absprechen zu müssen glaubte, so war er dabei insofern im Recht, als Rhizoiden von der Länge, wie sie Weinert untersuchte, noch kaum eine geotropische Krümmung erkennen lassen, diese vielmehr, wie wir sehen werden, erst später auftritt. Allerdings hat Weinert auch Krümmungen beobachtet, die hier aber sowohl nach oben wie nach unten gerichtet gewesen sein sollen, und wie er selbst zugibt, immerhin die Frage unentschieden lassen, ob es sich nicht doch um Kollabierungserscheinungen handelte.

Die Versuche, die mich zu der Überzeugung bringen, daß die Brutknospenrhizoiden von *Marchantia* und *Lunularia* geotropisch reagieren, wurden in den oben beschriebenen feuchten Kammern vorgenommen. Die Brutknospen wurden dabei hängend, liegend oder auch an vertikaler Wand gezogen. Nachdem die Rhizoiden eine bestimmte Länge erreicht hatten, wurden die Kulturen um 90° oder auch um 180° gedreht. Klinostatenkulturen wurden, wie oben angegeben, durchgeführt.



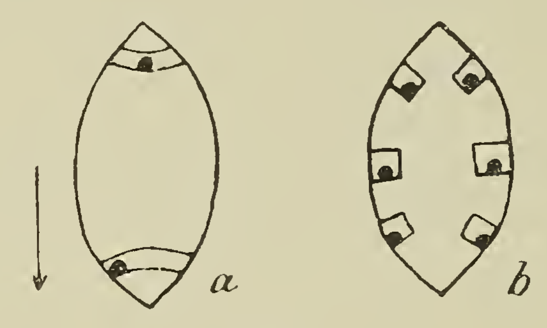


Fig. 1.
Schematische Darstellung der Zellkernlage in den Rhizoidinitialen vertikal gestellter Brutknospen von *Lunularia* (*a*) und *Marchantia* (*b*).

Im Folgenden mögen nun die Versuchsergebnisse zusammengestellt werden, und zwar zunächst für den Fall, daß die Brutknospen horizontal hängend gezogen wurden. An einer Kultur von 27 Marchantia-Brutknospen hatten sich auf der freien, physikalisch unteren Seite 168 Rhizoiden entwickelt. Diese waren in der Richtung der Initialzellen mehr oder weniger senkrecht zur Brutknospenoberfläche ausgewachsen und spreizten deshalb büschelartig auseinander. Eine größere Anzahl der Rhizoiden zeigte die bereits von Haberlandt beschriebenen Knie, die sie aus ihrer exotropischen Lage in eine mehr oder minder vertikale Stellung brachten. Bei jenen Rhizoiden, die bei der angegebenen Lage der Brutknospen von vornherein nur wenig von der vertikalen Richtung abwichen, war eine solche knieförmige Krümmung nicht vorhanden. Die Kultur (Fig. 2a zeigt einige Brutknospen derselben) wurde, nachdem dies festgestellt war, um 90° gedreht und nach 48 Stunden (Fig. 2b) wieder untersucht. Dabei zeigten sich nun unabstreitbar geotropische Erscheinungen. Sämtliche Rhizoiden, mit Ausnahme der kürzesten, hatten unter dem Einfluß der Schwerkraft ihre Wachstumsrichtung geändert, teilweise unter Bildung von zwei Knien. Auch an den nach der Drehung aufwärts gewandten

Rhizoiden traten Krümmungen auf. Da aber niemals spitzwinklige, vielmehr stets stumpfe Knie gebildet werden, so können diese Rhizoiden selbstverständlich nach der ersten Kniebildung noch nicht in eine auch nur annähernd vertikale Lage gelangen, sondern sie nähern sich vielfach überhaupt erst der horizontalen. Durch wiederholte Kniebildung kann es aber dazu kommen, daß auch solche nach aufwärts gerichtete Rhizoiden schließlich in eine annähernd positiv geotropische Lage gelangen; daß die Rhizoiden dazu eine ganz besondere Länge erreichen müssen, ist klar. Manche Rhizoiden, die erst durch eine doppelte Kniebildung eine horizontale Lage erreicht hatten, besaßen dann schon eine Länge von mehreren Brutknospendurchmessern. Damit hatten sie aber ihre Maximallänge unter den gegebenen Kulturbedingungen erreicht, wuchsen nicht mehr weiter und konnten daher auch ihre Lage nicht mehr

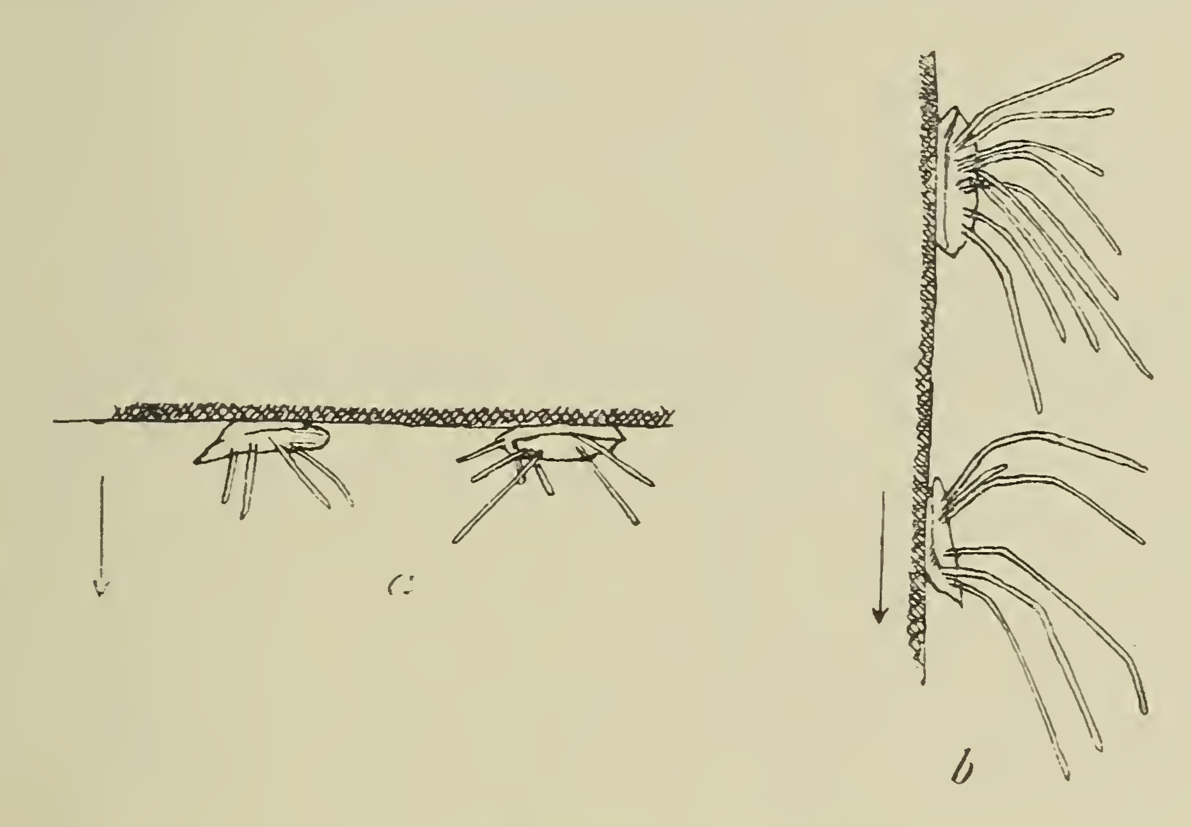


Fig. 2. *Marchantia polymorpha.*

verändern. Die Winkel, die bei der Kniebildung auftreten, betragen ca. 140—160°. Spitzere Winkel kommen nur sehr selten vor. — Ganz analoge Erscheinungen waren an entsprechenden Kulturen von Lunularia-Brutknospen zu beobachten. Es erübrigt deshalb, hier näher auf sie einzugehen, und es sei nur auf die Figur 3 verwiesen, die die Stellung der Rhizoiden vor (Fig. 3 a) und 48 Stunden nach der Drehung (Fig. 3 b) um 90° darstellt. Aus diesen Versuchen geht bereits mit Sicherheit hervor, daß die Brutknospen-Rhizoiden zu geotropischen Krümmungen befähigt sind, und daß die Endstellung in der Regel nicht durch kontinuierliche Krümmung, sondern durch die schon von Haberlandt beobachtete Kniebildung erreicht wird. Häufig ist es schwer zu entscheiden, ob man es mit knieförmigen oder mit gleichmäßigen Krümmungen zu tun hat, da die ersteren, wenn sie mehrfach aufeinander folgen, das Bild einer mehr oder minder stetigen Kurve hervorrufen können. Wurden Brutknospen von *Marchantia* und *Lunularia* zunächst

hängend gezogen, dann aber nicht um 90°, sondern um 180° gedreht, so daß sie nunmehr auf dem Substrat auflagen und die Rhizoiden frei in die Luft emporragten, so war das Resultat ein wesentlich anderes. Diese Versuchsanordnung war die bereits von Pfeffer angewandte. Da, wie aus den vorigen Betrachtungen schon hinreichend hervorgeht und durch andere Beobachtungen noch weiter bestätigt wird, die Rhizoiden mehr oder weniger positiv geotropisch sind resp. es erst im Verlauf ihres Wachstums werden, so bedeutet eine solche Umkehrung der Rhizoiden eine annähernde Versetzung in die Inverslage, aus der eine Umkehrung infolge des

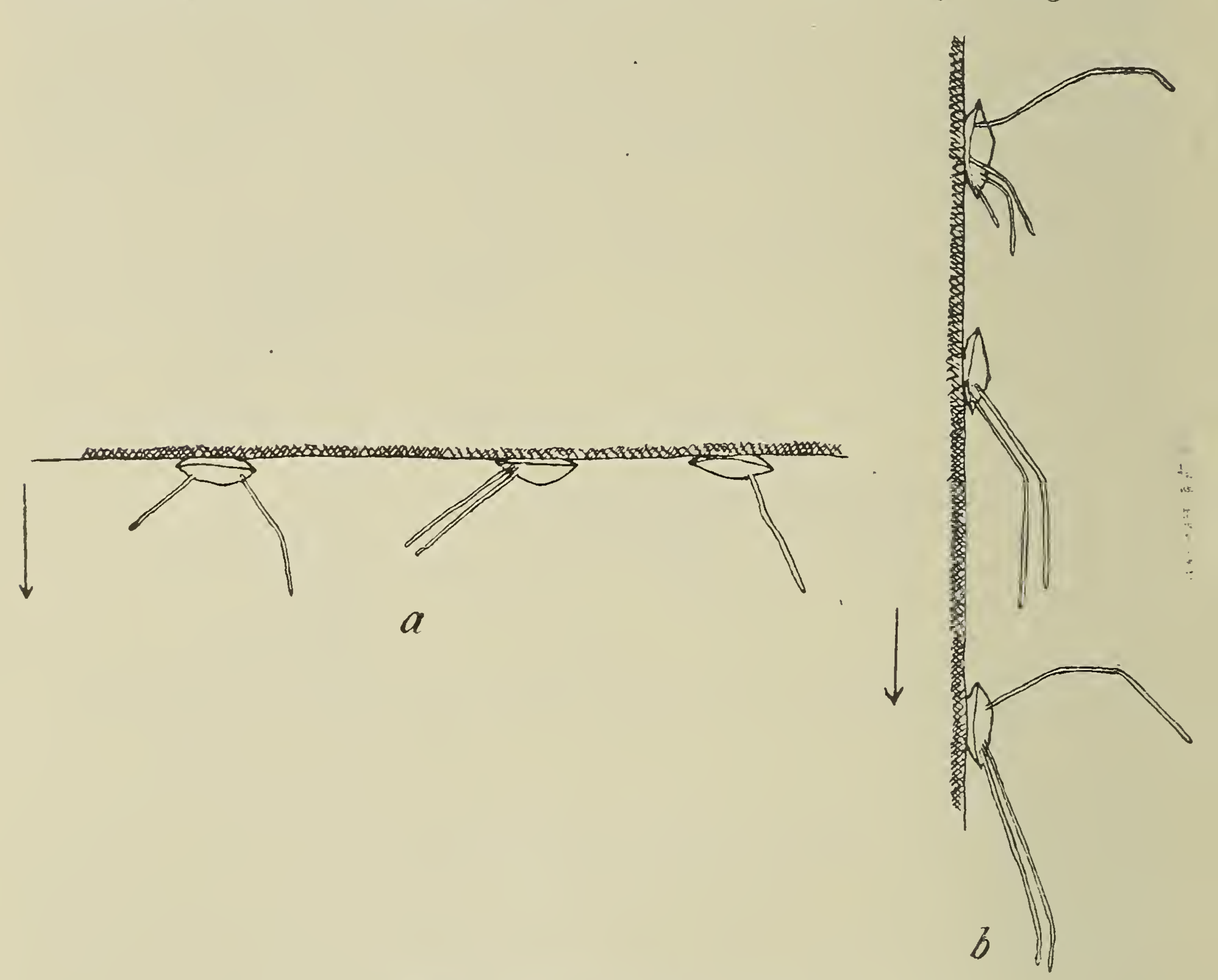


Fig. 3. *Lunularia cruciata.*

stumpfen Krümmungswinkels nur schwer vonstatten gehen kann. Wenigstens ist es mir nicht gelungen, trotz günstigster Kulturbedingungen, Rhizoiden zur Umkehr zu bringen. Bald wird auch das Wachstum der nach oben gekehrten Rhizoiden eingestellt, so daß sich mit ihnen schlecht experimentieren läßt. Dem scheinen die Ergebnisse der Versuche von Zimmermann zu widersprechen, die auch von Pfeffer und anderen Autoren bestätigt werden, daß nämlich von unten hell beleuchtete, auf Wasser schwimmende Brutknospen frei in die Luft hinein Rhizoiden kräftig entwickeln, vorausgesetzt natürlich, daß die Luft feuchtigkeitsgesättigt ist. Unter diesen Umständen überwiegt zunächst der negative Heliotropismus den Geotropismus, so daß die Rhizoiden entgegen der Schwerkraftrichtung vertikal emporwachsen. Es scheint aber auch ein Wachs-

tumsreiz durch die einseitige Beleuchtung auf die Rhizoiden ausgeübt zu werden, da sie bei den Versuchen der genannten Autoren nach aufwärts wuchsen, in meinen Versuchen aber, wo für gleichmäßige Lichtverteilung gesorgt war, ihr Wachstum bald einstellten.

Es wären jetzt die Versuche zu besprechen, bei denen die Brutknospen an vertikaler Wand gezogen waren. Über das Auswachsen der Rhizoiden unter diesen Umständen ist bereits gesprochen worden. Erwähnt möge noch werden, daß die Rhizoiden, die auf der oberen (akroskopen) Hälfte der Brutknospen entstehen, gewöhnlich gegenüber den auf der unteren Hälfte befindlichen ein verlangsamtes Wachstum zeigen. Die Rhizoiden wachsen bei dieser Versuchsanordnung sowohl nach der freien, wie auch nach der dem Substrat anliegenden Seite aus, vorausgesetzt, daß das Papier nicht irgendwie verunreinigt ist; denn dann kann es vorkommen, daß Rhizoiden nur auf der freien Seite entstehen. — Dreht man solche an vertikalem Substrat gezogenen Kulturen derart um 90°, daß nunmehr die freie Seite der Brutknospe mit ihren Rhizoiden nach abwärts gewandt ist, so sind diese schräg gerichteten Rhizoiden bestrebt, nach einiger Zeit in eine der vertikalen möglichst genäherte Richtung unter Bildung von Knien überzugehen. Gleichzeitig wird auch noch das Wachstum der ursprünglich in der vertikalen Lage auf der oberen Brutknospenhälfte befindlichen Rhizoiden gefördert, da die betreffende Partie der Brutknospe jetzt in ähnlicher Weise der Einwirkung der Schwerkraft ausgesetzt ist wie der zuvor abwärts gewandte Teil. — Eine Drehung von ursprünglich ebenso angelegten Kulturen um 45° statt um 90° gab nach einiger Zeit ein im wesentlichen ähnliches Bild. Ob das spärliche Auftreten von Knien im Sinne der Schwerkraft unter diesen Umständen auf den kleineren Drehungswinkel und die damit verbundene geringere Reizung zurückzuführen ist, will ich dahingestellt sein lassen.

Es wäre jetzt noch der Fall zu besprechen, in welchem die ursprünglich vertikal gestellten Kulturen um 180° gedreht wurden, so daß nunmehr die Rhizoiden nach aufwärts gerichtet waren. In dieser Stellung befinden sich von vornherein auch jene Rhizoiden, welche an vertikal gestellten Brutkörpern auf der nach aufwärts gekehrten Seite entstanden und eine zeitlang gerade fortgewachsen sind. An solchen läßt sich vielfach das Auftreten von Knien beobachten, welche die schräg aufwärts gerichteten Rhizoiden in eine annähernd horizontale Lage bringen. Derselbe Erfolg wird in größerem Umfange erzielt, wenn man in angegebener Weise die ganze vertikale Kultur so dreht, daß die ursprünglich schräg nach abwärts gewandten Rhizoiden nach oben ragen. Unter diesen Umständen läßt sich besonders gut und häufig das Auftreten knieförmiger Krümmungen beobachten, die auch hier den gleichen stumpfen Winkel bilden wie bei den vorigen Kulturen. Ebenso wächst das Rhizoid nach einem Knie erst eine Strecke lang weiter, um dann ein neues Knie zu bilden. Daß bei den unter besonders spitzem Winkel gegen die Vertikale geneigten Rhizoiden auch nach zwei Kniebildungen noch nicht einmal die Horizontale erreicht zu

werden braucht, ist selbstverständlich. Eine Folge davon, daß der Krümmungswinkel der Rhizoiden eine annähernd konstante Größe ist, zeigt die nicht selten zu machende Beobachtung einer Parallelverschiebung derselben. Dies ist folgendermaßen zu verstehen. Hatte ein Rhizoid in seiner ursprünglichen Lage bereits ein Knie unter bestimmtem stumpfen Winkel gebildet, so wird nun nach der Umdrehung um 180° annähernd derselbe Winkel als Wechselwinkel unter dem Einfluß der Schwerkraft angelegt, und das Rhizoid wächst in seiner ursprünglichen Richtung nur parallel verschoben weiter. Um die eben beschriebenen Resultate zu erhalten, ist es notwendig, die Kulturen zu einer Zeit umzudrehen, in welcher die Rhizoiden noch wachstumsfähig sind und ehe sie die positiv geotropische Ruhelage erreicht haben. Andernfalls verlassen die Rhizoiden nach einer Drehung um 180° ihre Lage nicht mehr.

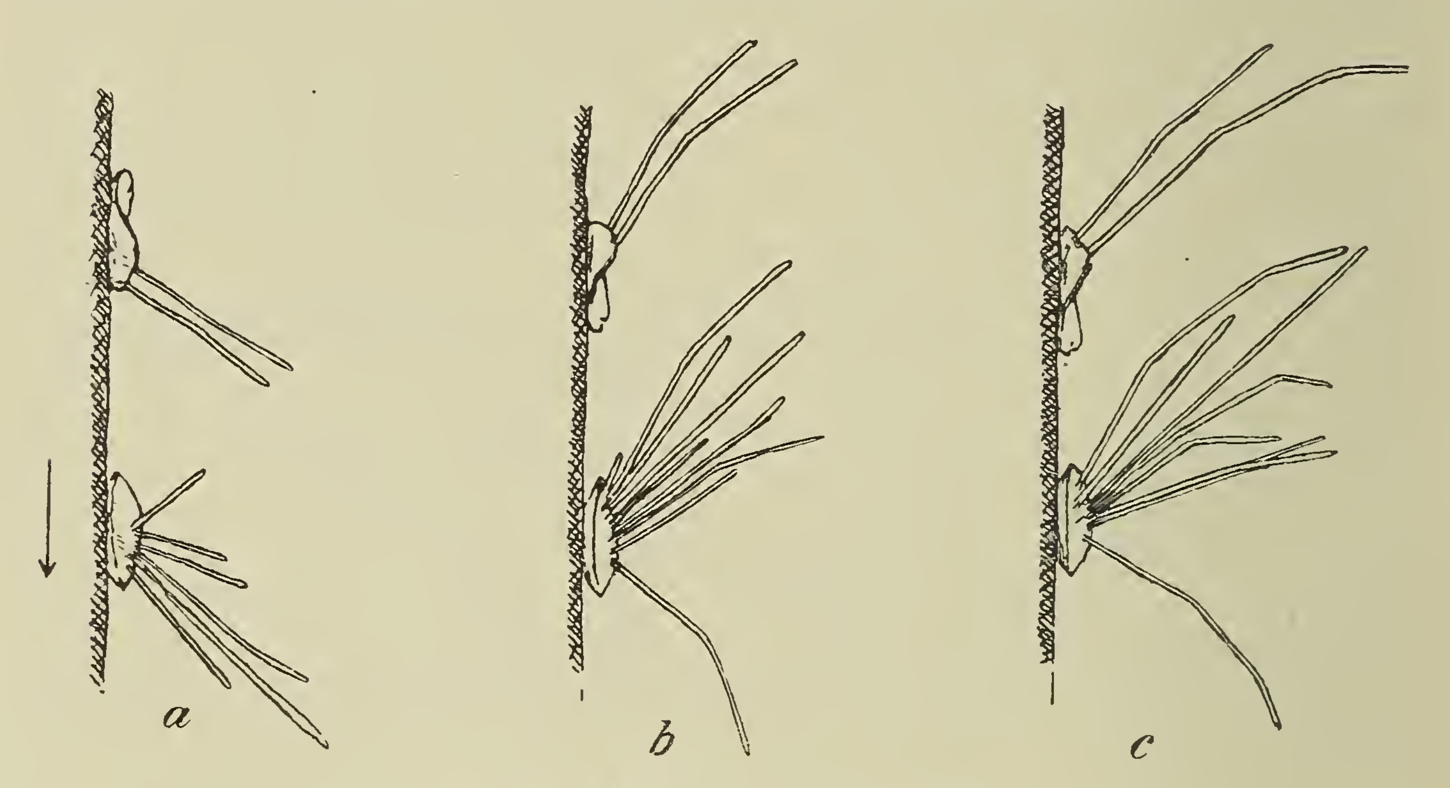


Fig. 4. *Marchantia polymorpha.*

Dafür sind wohl die beiden folgenden Gründe ausschlaggebend. Hat das Rhizoid sein Wachstum eingestellt, so kann es sich natürlich nicht mehr geotropisch krümmen. Gelangt ferner ein Rhizoid, das genau senkrecht nach abwärts eingestellt war, bei der Drehung in die Inverslage, so dürfte auf ein solches ebensowenig ein geotropischer Reiz ausgeübt werden als auf eine invers gestellte Wurzel. Während aber letztere durch ihre Nutation alsbald wieder in eine Reizlage gelangt, scheint das Rhizoid gradlinig weiter zu wachsen und daher keine Reizung mehr zu erfahren. Wenigstens konnten sowohl an jenen Rhizoiden, welche bei vertikal gestellten Kulturen von vornherein mehr oder minder senkrecht nach aufwärts wuchsen, wie auch an jenen, welche durch entsprechende Drehung von Vertikal- oder Horizontalkulturen in diese Lage gebracht wurden, auch dann keine Krümmungen beobachtet werden, wenn sie noch weiter wuchsen. Schließen ferner schräg aufwärts gerichtete Rhizoiden mit der Vertikalen nur sehr kleine Winkel ein, so daß die zur Längsachse der Rhizoiden senkrechte Schwerkraft-Kom-

ponente einen sehr geringen Wert annimmt, so wird in dieser Lage die Reizschwelle augenscheinlich nicht erreicht, denn trotz mehrtägiger Versuchsdauer traten in diesen Fällen keine Krümmungen ein.

Auf folgende Beobachtungen sei hier noch aufmerksam gemacht. Werden Rhizoiden erst gemessen und dann durch Drehung der Kultur gereizt, so findet man später bei neuerlicher Messung, daß bei einzelnen Rhizoiden das geotropische Knie an jener Stelle auftritt, wo sich vor der Reizung die Spitze befand, wogegen an anderen Exemplaren die Krümmung erst eingetreten war, nachdem das Rhizoid eine zeitlang in der ursprünglichen Richtung weitergewachsen war. Bei letzteren Rhizoiden ist also die Krümmung anscheinend später eingetreten als an ersteren. Das könnte auf längerer Dauer der Präsentationszeit oder auch der Reaktionszeit

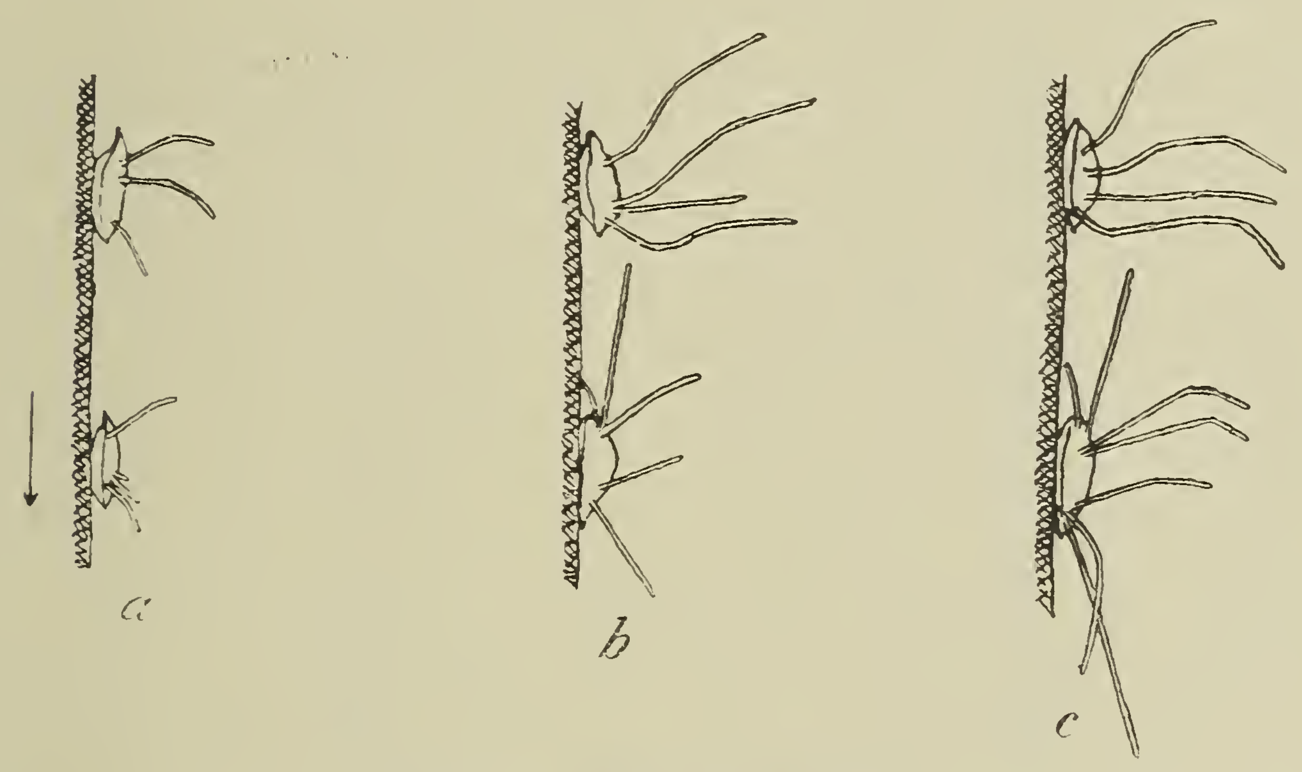


Fig. 5. *Lunularia cruciata.*

beruhen. Doch ist es auch möglich, daß an jenen Rhizoiden, die sich nach der Umkehrung, ohne vorher gradlinig weiterzuwachsen, gekrümmt hatten, ein Stillstand im Wachstum aufgetreten ist.

Alle diese Beobachtungen an Rhizoiden vertikal gestellter Brutknospen konnten sowohl bei *Marchantia* wie auch bei *Lunularia*, allerdings bei *Marchantia* deutlicher und klarer, gemacht werden. Figuren 4a und 5a zeigen Brutknospen von *Marchantia polymorpha* und *Lunularia cruciata* mit auswachsenden Rhizoiden kurz vor der Drehung, Figuren 4b und 5b 24 Stunden danach, und schließlich Figuren 4c und 5c 48 Stunden nach der Drehung.

Wir kommen nunmehr auf die Klinostatenversuche zu sprechen, deren Ergebnis ebenfalls den Geotropismus der Brutknospenrhizoiden beider untersuchter Lebermoosarten bestätigt. Die Kulturen wurden in der oben beschriebenen Weise angelegt und am Klinostaten befestigt, so daß sie um eine horizontale Achse rotierten. Dadurch wurde die einseitige geotropische Reizung sowohl der Rhizoidinitialen als auch der auswachsenden Rhizoiden selbst verhindert.

Sowohl bei *Marchantia* wie auch bei *Lunularia* zeigten die unter diesen Umständen verhältnismäßig spärlich auswachsenden Rhizoiden ein verlangsamtes Wachstum gegenüber den Wurzelhaaren der Brutknospen, die dauernd in fixer Lage gehalten wurden. Dieses spärliche Auswachsen und das verlangsamte Wachstum bei Ausschluß einseitiger geotropischer Reizung spricht sehr dafür, daß die Schwerkraft nicht nur auf die Anlage, sondern auch auf das weitere Wachstum der Rhizoiden fördernd einwirkt. Die Rotation am Klinostaten hat ferner den Erfolg, daß die Rhizoidinitialen ohne Bevorzugung einzelner Teile der Brutknospen gleichmäßig auswachsen und daß schließlich die Rhizoiden selbst keine bestimmte Richtung durch Bildung von Knien aufzusuchen bestrebt sind.

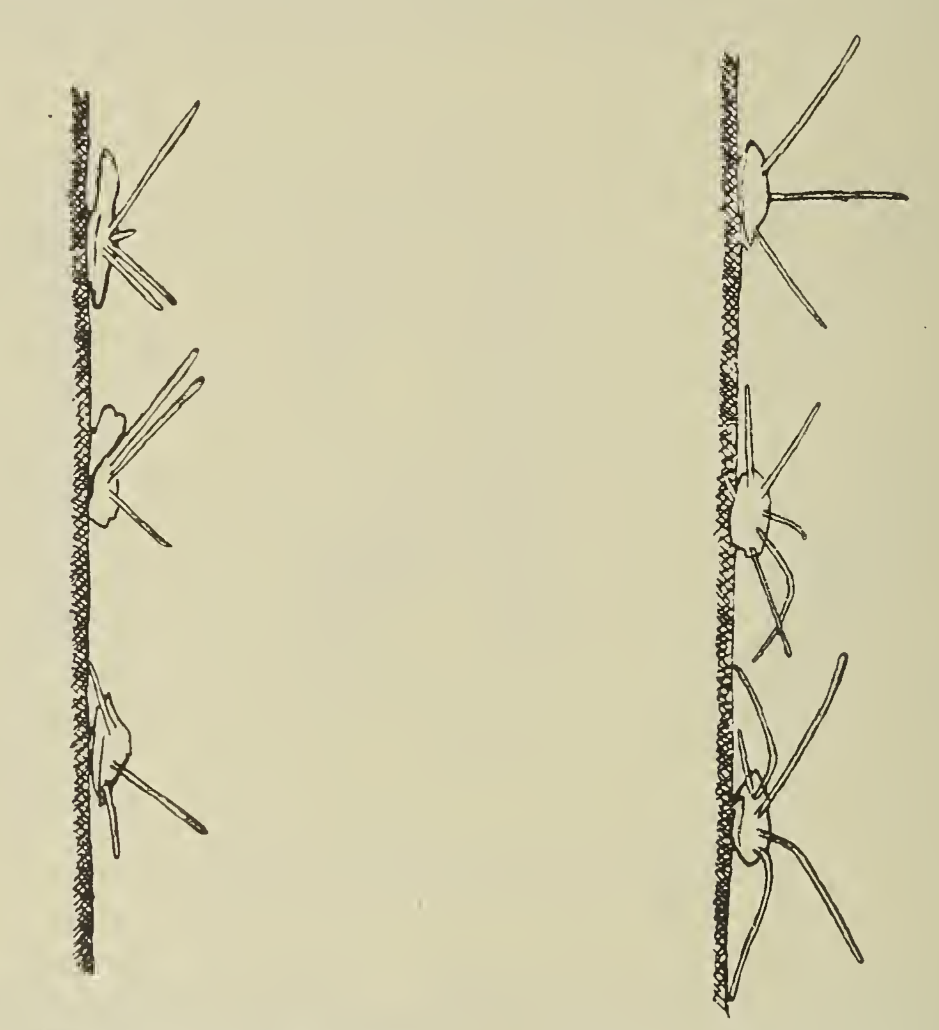


Fig. 6. *Marchantia polymorpha.* Fig. 7. *Lunularia cruciata.*

Diese Knie, die eine so charakteristische Eigentümlichkeit der fixen Kulturen waren, fehlen bei den Klinostatenkulturen fast ganz. Figur 6 und 7 zeigen das Verhalten der Brutknospenrhizoiden an Klinostatenkulturen für *Marchantia* sowohl wie auch für *Lunularia*. Nur vereinzelt treten Knie auf, und zwar sind sie dann gegen das Substrat hin gerichtet. Dabei handelt es sich jedenfalls um schwache hydrotropische Krümmungen. Es zeigt sich nämlich, daß vor allem die an den Brutknospen am weitesten peripher stehenden Rhizoiden, die dem nassen Substrat am nächsten liegen, sich manchmal gegen dieses zu nach rückwärts krümmen. Bei Ausschaltung des Geotropismus kann eben schon ein sehr geringer hydrotropischer Reiz zu einer Reaktion führen.

V. Kapitel.

Anatomische Beobachtungen.

Im Folgenden soll noch die Cytologie der Brutknospenrhizoiden besprochen werden, und zwar mit Rücksicht darauf, ob sich aus ihr Anhaltspunkte gewinnen lassen für die Art und Weise, wie die Perzeption des Schwerkraftreizes in den Rhizoiden vermittelt wird. In der Einteilung der Rhizoiden schließe ich mich der von Weinert gegebenen in „anliegende" und „abstehende" und nicht der in Zäpfchen- und glatte Rhizoiden an, da die erstere Einteilung vom reizphysiologischen Standpunkte aus zweifellos die richtigere ist. Zu den abstehenden Rhizoiden, die für die Lebermoosbrutknospen allein in Betracht kommen, gehören neben glatten auch solche mit schraubig gestellten, zäpfchenförmigen Membranverdickungen, die von den anliegenden Zäpfchenrhizoiden der Thallome durch weitläufigere Verteilung der Zäpfchen und gewöhnlich auch größere Weite der Lumina zu unterscheiden sind. Diese zäpfchenführenden, abstehenden Rhizoiden sind mit den glatten Wurzelhaaren durch mannigfache Übergänge verbunden. Auch kann ein Rhizoid, das in der Basalhälfte glatt ist, in der Spitzenhälfte schraubig gekerbt sein und Zäpfchen besitzen, die gewöhnlich eine mehr oder weniger hirschgeweihartig verästelte Form zeigen. Die Zäpfchenrhizoiden treten, wie oben gesagt, bereits an den Brutknospen mit den glatten Rhizoiden zusammen auf und sind in ihrem Verhalten gegenüber der Schwerkraft und dem Lichte von letzteren nicht zu trennen.

Was nun zunächst die Initialzellen anbelangt, so zeichnen sich diese vor den übrigen Zellen der freien Brutknospenfläche durch ihren hyalinen Inhalt aus. Pfeffer gibt zwar an, daß sich in den Rhizoidmutterzellen keine Stärke finde; aber ich habe dies niemals bestätigt gefunden. Stets waren mehr oder minder große Stärkemassen nachweisbar, wie auch Benecke angibt. Die außerordentliche individuelle Variabilität der Brutknospen mag hier diese Verschiedenheit vielleicht erklären. Die Stärke der Initialzellen ist meinen Beobachtungen nach gewöhnlich etwas kleinkörniger als die in Assimilationszellen enthaltene. Sie ist gleichmäßig um den Kern verteilt, und zwar bei *Lunularia* in größeren Mengen wie bei *Marchantia.* Wie schon erwähnt, sinkt der Kern mit der ihn umgebenden Stärke auf die physikalisch untere Seite der Zelle, ohne daß dabei, soweit ich beobachten konnte, eine Veränderung in der Lage der Stärkekörner zum Kerne eintritt.

Das Wachstum des Rhizoids beginnt mit einer Vorwölbung der Initialzelle, und dann wächst das Rhizoid mit strengem Spitzenwachstum exotrop weiter. Dies Spitzenwachstum wurde von Haberlandt durch Reisstärke-Marken nachgewiesen.

Das Plasma verteilt sich beim Auswachsen so, daß es überall als Wandbeleg vorhanden ist und in der Spitze eine größere Ansammlung bildet. Es zeigt eine außerordentlich träge Eigenbewegung, so daß erst nach längerer Beobachtungszeit bei mittlerer

Vergrößerung eine nur geringe Verschiebung einzelner Partien zu erkennen ist.

Es ist jetzt die Frage aufzuwerfen, was aus der in den Rhizoidinitialen vorhandenen Stärke wird. Diese wandert in das junge Rhizoid und bleibt hier zunächst erhalten. In den jungen Rhizoiden findet man kurz nach dem Auskeimen die Stärke allenthalben gleichmäßig verteilt. Später, wenn die Rhizoiden an Länge zugenommen haben, befindet sich die Stärke in einer Zone hinter der Spitze, die sich weit nach rückwärts erstreckt und unscharf begrenzt ist. Gewöhnlich sind dann die Stärkekörner, die weiter vorn im Rhizoid liegen, kleiner als die hinteren. Der Kern befindet sich ebenfalls in kurzer Entfernung von der Spitze, entweder noch von Stärke umgeben oder vor der stärkehaltigen Zone. Jedenfalls ist aber in der allein wachstumsfähigen Spitzenkalotte des Rhizoides keine Stärke, oder höchst selten einmal ein vereinzeltes Stärkekorn nachzuweisen. Untersucht man schließlich Rhizoiden von noch größerer Länge, die aber immer noch wachstumsfähig sind, so fehlt diesen gänzlich die Stärke. Trotzdem reagieren sie geotropisch. Auch eine Umlagerung der Stärkekörner bei bestimmter Orientierung war nicht zu konstatieren. In jungen Rhizoiden, die aus vertikal gestellten Brutknospen schräg nach aufwärts wuchsen, wies die Stärke keine Lagerung auf, die sie nicht auch ebenso gut in schräg nach abwärts gerichteten Rhizoiden hätte innehaben können. Sie sinkt vor allem niemals in die Rhizoidenbasis zurück. Hieraus geht zur Genüge hervor, daß die Stärkekörner der Brutknospenrhizoiden der untersuchten Lebermoose nicht als Statolithen fungieren können. — Sucht man nach anderen Körperchen, die eventuell als Statolithen in Betracht kommen könnten, so fallen in den Spitzen der Rhizoiden kleine, stärker lichtbrechende Körnchen auf. Sie färben sich mit Eosin rosa und mit Hämatoxylin-Eisenalaun dunkelviolett bis schwarz und heben sich bei diesen Färbungen von der gleich aber schwächer gefärbten Umgebung verhältnismäßig gut ab. Ob diese Körnchen oder eventuell andere in dem grobkörnigen Plasma vorhandene Körperchen — Mikrosomen — als Statolithen fungieren, muß dahingestellt bleiben.

Jedenfalls zwingen diese Beobachtungstatsachen nicht zu der Annahme, daß die Geoperzeption entgegen der Annahme der Statolithentheorie in der Weise erfolgt, wie sie von Fitting und Linsbauer hypothetisch angenommen wird. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1905. p. 390 und Flora. 1907. p. 296.)

II. Teil.

Die Rhizoiden der Lebermoosthallome.

I. Kapitel.

Vorbemerkungen.

Der Unterschied zwischen den Brutknospen- und den Thallus-Rhizoiden der Lebermoose ist ein weit größerer als man anfänglich

meinen möchte. Was zunächst ihre Entstehungsorte anbelangt, so entwickeln sich die Rhizoiden der Brutknospen von *Marchantia polymorpha* und *Lunularia cruciata* aus präformierten Initialzellen. Nach den Angaben von Leitgeb, die ich bestätigen kann, besitzen auch die Thallomlappen eigene Initialzellen für ihre Rhizoiden, die sich allerdings erst früher oder später differenzieren und nicht immer von den benachbarten Protoderm- resp. Epidermiszellen so auffallend abweichen wie an den Brutknospen. — Auf den häufig vorkommenden Fall, daß abgestorbene Rhizoiden von neuem durchwachsen werden, sei hier nur hingewiesen. — Wie schon oben gesagt wurde, ist die Einteilung der Rhizoiden in glatte und zäpfchenführende Rhizoiden eine vom rein physiologischen Standpunkte aus nicht verwendbare. Die Gründe dafür sind bereits angegeben worden. Man muß vielmehr mit Weinert eine Einteilung in anliegende und abstehende Rhizoiden vornehmen. Während die abstehenden Rhizoiden schon an den Brutknospen auftreten, kommen die anliegenden erst am Thallus vor. Was die Bedeutung der letzteren anbelangt, so ist man bekanntlich der Ansicht, daß sie ausschließlich der Wasserversorgung dienen. Sie liegen der Unterseite des Thallus an und schieben sich, ein Dochtsystem bildend, zwischen den Ventralschuppen hindurch. Diese Rhizoiden besitzen ohne Ausnahme stets Zäpfchen. Sie scheinen weder heliotropisch noch geotropisch zu sein und werden überdies durch die Ventralschuppen in bestimmter Lage am Thallus gehalten. Sie kommen demnach für die vorliegende Arbeit nicht in Betracht. Wenn daher im Folgenden von Thallusrhizoiden die Rede ist, so sind damit stets die abstehenden Rhizoiden gemeint, falls nicht besonderes dazu bemerkt ist.

Es fragt sich nun, ob zwischen den durch zahlreiche Übergänge miteinander verbundenen zäpfchenführenden und glatten abstehenden Rhizoiden im tropistischen Verhalten Unterschiede irgend welcher Art zu konstatieren sind. Es sei gleich hier bemerkt, daß solche Differenzen nicht aufgefunden wurden. Unter gleichen Umständen war das Verhalten aller abstehenden Rhizoiden stets das gleiche.

Was nun die verschiedenen Tropismen der abstehenden Thallusrhizoiden anbelangt, so liegen darüber nur wenige Untersuchungen vor. Molisch (7) konnte bereits den Hydrotropismus der Thallusrhizoiden von *Marchantia, Lunularia* und *Fegatella* durch folgenden Versuch feststellen. Er deckte über eine an senkrechter Achse in horizontaler Ebene rotierende Klinostatenscheibe einen Bogen nasses Fließpapier, so daß dessen Rand ringsherum ca. 1 cm überhing. Auf der Scheibe wurde über das Papier Erde aufgetragen und diese dauernd feucht gehalten. Danach befestigte Molisch Thallusscheitelpartien der genannten Lebermoose auf der Erde, so daß sie über den Rand der Scheibe hinausragten. Über das Ganze wurde eine Glasglocke gestülpt. Die neu entstandenen Rhizoiden wuchsen nun hydrotropisch im Bogen dem nach abwärts überhängenden feuchten Papierrande zu. Eine heliotropische Krümmung war durch die Rotation ausgeschlossen. Die hydrotropische Krüm-

mung erfolgte senkrecht zur Schwerkraftrichtung. Ob dabei der Geotropismus überwunden wurde, oder ob ein solcher überhaupt nicht vorhanden war, läßt sich aus diesem Versuche nicht ersehen.

Über den Heliotropismus der Thallusrhizoiden liegen Untersuchungen von Weinert vor. Die darauf bezüglichen Versuche stoßen bei den Thallusrhizoiden insofern auf größere Schwierigkeiten als bei den Brutknospenrhizoiden, als nämlich die Thallome selbst bestrebt sind, ihre Dorsalseite transversal-phototropisch dem einfallenden Lichte zuzuwenden. Wenn man also Licht auf einen solchen Thallus einseitig einfallen läßt, so wendet der Thallus diesem seine Oberseite zu, und dadurch gelangen die zunächst exotrop auswachsenden Rhizoiden von vornherein in eine Stellung, die mit einer eventuellen negativ phototropischen Richtung der Rhizoiden zusammenfällt. Um dies zu vermeiden, ließ Weinert Thallusrhizoiden, was leicht geschieht, durch Fließpapier hindurchwachsen und konnte nun, nachdem die Thallome derart fixiert waren, mit den Rhizoiden allein operieren. Hierbei zeigte sich, daß die Thallusrhizoiden schwach negativ heliotropisch sind, bedeutend schwächer als die Brutknospenrhizoiden. Auf Grund seiner Untersuchungen an den Rhizoiden der Brutknospen glaubte Weinert, auch den Thallusrhizoiden jede geotropische Reaktionsfähigkeit absprechen zu müssen. Daß aber auch hier ein Irrtum vorliegt, ergeben meine Versuche.

II. Kapitel.

Versuchsanordnung.

Untersucht wurden die abstehenden Thallusrhizoiden von *Marchantia polymorpha*, *Lunularia cruciata* und *Fegatella conica*. Für diese Versuche benutzte ich die feuchten Kammern, die ich auch für die Brutknospenkulturen angewandt hatte. Die Thallome, die für die Versuche gebraucht werden sollten, wurden möglichst sorgfältig von der Erde, auf der sie gewachsen waren, abgehoben und ca. 1,5—2 cm hinter der Scheitelbucht quer durchgeschnitten. Von diesen Stücken wurden dann die Rhizoiden mit einer scharfen Schere möglichst dicht an ihrer Basis abgetrennt. Dies konnte ruhig geschehen, ohne daß später die Rhizoidenentwicklung darunter zu leiden gehabt hätte. Die so hergerichteten Thallusteile wurden nun mit ihrer Dorsalseite auf das Substrat, also in diesem Falle auf die mit nassem Fließpapier umwickelten Glasstreifen gelegt. An diesen hafteten die Thallome so fest, daß sie in keiner der gewählten Lagen abfielen. Die Schalen wurden nun entweder so gestellt, daß die Glasstreifen horizontal lagen oder vertikal standen. Die Pflanzen befanden sich in ersterem Falle an der Unterseite der Glasstreifen. Die Petrischalen waren so orientiert, daß ihre schmale Seite, also der Rand, in die Hauptrichtung des einfallenden Lichtes eingestellt war. Dieses wurde außerdem durch einen vorgestellten Papierschirm abgedämpft, so daß heliotropische Krümmungen zumal bei dem an und für sich schon geringen Phototro-

pismus der Thallusrhizoiden nicht zu befürchten waren. Die vertikal gestellten Thalli kehrten dabei ihre Ventralseite von der Seite des Lichteinfalls ab. Durch diese Orientierung wurden auch Krümmungen des Thallus unter dem Einflusse des Lichtes umgangen. Da die Möglichkeit nicht ausgeschlossen war, daß die Rhizoiden in ihrer Richtung durch die Wachstumsrichtung des Thallus beeinflußt werden könnten, wurden die Versuche an vertikalem Substrat derart ausgeführt, daß die Scheitel entweder nach oben oder nach unten gewandt waren. Hierbei wäre eine durch die Thallusorientierung hervorgerufene Richtungsänderung der Rhizoiden sofort zu erkennen gewesen.

III. Kapitel.

Versuchsergebnisse.

Betrachtet man die Rhizoidenbüschel von Lebermoosthallomen, welche sich unter dem Einfluß horizontal einfallenden Lichtes transversal-phototropisch aufgerichtet haben — besonders schön lassen sich diese Beobachtungen an den kräftigen Thallomen der *Fegatella conica* machen —, so wird man häufig finden, daß die Rhizoiden büschelförmig auseinanderspreizen, ohne eine bestimmte Richtung zu bevorzugen. Hierdurch kann leicht der Anschein erweckt werden, als ob die Thallusrhizoiden ageotropisch wären. Gewöhnlich sind solche Rhizoidenbüschel aber noch ziemlich kurz und erreichen auch keine beträchtliche Länge, trotz der feuchtwarmen Treibhausluft, in welcher sie sich bei meinen Versuchen befanden. Diese Rhizoiden können nun bereits entstanden sein, als der Thalluslappen noch horizontal lag, und stehen nun, nachdem sich der Thallus aufgerichtet hat, mehr oder minder senkrecht von ihm ab. Derartige Beobachtungen beweisen also noch nichts und zwar um so weniger, als sich auch an den kurzen, jungen Brutknospenrhizoiden noch keine geotropische Krümmungsfähigkeit bemerkbar machte. Ein anderer Faktor, der Täuschungen hervorrufen kann, ist der Hydrotropismus. Wie wir bereits oben auf Grund der Versuche von Molisch gesehen haben, ist der Hydrotropismus imstande, Rhizoiden aus der Schwerkraftrichtung zu bringen. Ein Fall, der mir gelegentlich bei einem Versuche begegnete und deutlich zeigt, wie stark der Hydrotropismus sein kann, mag hier erwähnt werden. Bei einer Kultur von Lebermoosthallomen, die vertikal stehend in einer Petrischale angelegt war, hatten die freien Ventralseiten der Thallome kräftige und lange Rhizoiden entwickelt. Dabei zeigte es sich, daß die Rhizoiden desjenigen Thallus, der sich am weitesten oben an dem Glasstreifen befand, aufwärts gegen die feuchte Fließpapierauslegung der Petrischale sich emporgekrümmt hatten. Die gleiche Erscheinung im umgekehrten Sinne wiesen die Rhizoiden des am weitesten unten befindlichen Thallus auf. Es konnte sich hier nur um hydrotropische Krümmungen handeln, die also im ersten Falle entgegen der Schwer-

kraftrichtung, im anderen Falle aber im Sinne des Geotropismus auftraten. Aus diesem Grunde wurde bei späteren Kulturen die Vorsichtsmaßregel gebraucht, die Thalli nicht zu nahe dem Rande der Schale anzubringen.

Durch den Heliotropismus dürften kaum Täuschungen bewirkt werden, da er, wie Weinert nachgewiesen hat, nur sehr schwach ist, also bei abgedämpftem diffusem Licht sich überhaupt nicht bemerkbar machen wird.

Diese einzelnen Fehlerquellen, die, wie gezeigt, bei der Beobachtung am natürlichen Standort schwer zu vermeiden sind, werden bei der oben geschilderten Versuchsanordnung ausgeschaltet, so daß es hier möglich sein muß, sichere Schlüsse über das Fehlen oder Vorhandensein des Geotropismus zu ziehen. Bei allen Versuchen nun, die nach den oben gemachten Angaben ausgeführt wurden, zeigten die Rhizoiden der drei untersuchten Lebermoosspezies einen deutlichen, wenn auch verhältnismäßig geringen Geotropismus, und zwar erst dann, wenn die Rhizoiden eine beträchtliche Länge erreicht hatten. In der Regel kommt es nur zu schwachen Krümmungen; manchmal aber sind diese so stark, daß die Rhizoiden schließlich doch vertikal nach abwärts gerichtet sind. Diese Abwärtskrümmung ist nicht etwa eine passive; denn man kann die Kulturen um 180° drehen, ohne daß die Rhizoiden ihrer eigenen Schwere folgend hinabsinken.[1]) — Stumpfwinklige Knie, wie sie für die Brutknospenrhizoiden charakteristisch sind, treten hier kaum auf; vielmehr erscheinen die einzelnen Rhizoiden gleichmäßig gekrümmt. Die Thallusrhizoiden dürften, obwohl sie schließlich eine vertikale Richtung einzunehmen imstande sind, als schwächer geotropisch zu bezeichnen sein, wie die der Brutknospen, da es bei ihnen viel länger dauert, bis die geotropische Ruhelage erreicht wird. Ob der Grund in einer geringeren geotropischen Empfindlichkeit zu suchen ist, oder darin, daß hier ein stärkerer autogener Exotropismus auftritt, muß natürlich dahingestellt bleiben. Vorhanden ist letzterer sicher; er bedingt das anfänglich mehr oder weniger senkrecht zum Thallus vor sich gehende Auswachsen der Rhizoiden.

IV. Kapitel.

Anatomische Beobachtungen.

Es ist schon mehrfach darauf hingewiesen worden, daß für unsere Untersuchungen nur die abstehenden Thallusrhizoiden in Betracht kommen. Ihrer cytologischen Beschaffenheit nach sind sie nur wenig verschieden oder überhaupt nicht zu trennen von den Brutknospenrhizoiden. Ein Unterschied liegt darin, daß in ihnen nur ganz zu Anfang ihrer Entwicklung Stärke zu beobachten ist, die aus der Initialzelle in sie eintritt. Häufig ist aber auch

[1]) Dasselbe gilt, wie nachträglich bemerkt sei, auch für die Brutknospenrhizoiden.

in ganz jungen Rhizoiden keine Stärke zu finden. Der Kern wandert ziemlich weit nach vorn und liegt dann meist direkt hinter der Spitze. Es ist oft nicht leicht, ihn in älteren Rhizoiden aufzufinden, doch gelingt es, unter Anwendung geeigneter Färbemethoden (Haematoxylin-Eisenalaun oder auch Jodwasser) ihn sichtbar zu machen. Ähnlich wie in den Brutknospenrhizoiden ist auch in den Thallusrhizoiden der protoplasmatische Wandbeleg ausgebildet. In jüngeren Rhizoiden findet sich meist auch hier eine Plasmaansammlung an der Spitze. Wenn nun das Rhizoid an Länge zunimmt, wird der Plasmabelag dünner und die Plasmaansammlung in der Spitze nimmt ab, bis auch sie schließlich nur die Dicke des übrigen Wandbeleges hat. Auch in den abstehenden Thallusrhizoiden wurden Körper, die mit Sicherheit als Statolithen angesprochen werden könnten, nicht aufgefunden.

V. Kapitel.

Die Tropismen der Thallus- und Brutknospen-Rhizoiden.

Wie Weinert nachgewiesen hat, ist der Heliotropismus der Brutknospenrhizoiden bedeutend stärker wie der der Thallusrhizoiden. Meine Untersuchungen haben das gleiche Resultat auch für den Geotropismus ergeben. Es fragt sich nun, ob irgend welche Gründe vorhanden sind, die diese schwächere Ausbildung der beiden Tropismen an den Thallusrhizoiden biologisch verständlich machen. Ich glaube, darauf eine bejahende Antwort geben zu können. Wir wollen zunächst von dem Thallus und seinen Rhizoiden ausgehen. Hat sich ein Thalluslappen infolge einseitiger Beleuchtung vom Substrate aufgerichtet, so werden die daran befindlichen Rhizoiden frei abstehen, und es wird längerer Zeit bedürfen, ehe sie ein Substrat erreichen. In diesem Falle ist es nun zweifellos am zweckmäßigsten, wenn die Rhizoiden hydrotropisch nach dem Orte der größten Feuchtigkeit wachsen. Der Geotropismus oder Heliotropismus könnte möglicherweise schädlich werden, wenn er nicht in demselben Sinne wie der Hydrotropismus wirkt. Denn er könnte es verhindern, daß die Rhizoiden rasch den Ort der größten Feuchtigkeit erreichen. Es wird aber unter natürlichen Bedingungen überhaupt nur selten vorkommen, daß der Thallus sich vom Substrat erhebt. Vielmehr liegt er diesem beim Auskeimen der Brutknospe schon von vornherein mit seiner Ventralseite an, und die weitere transversalphototropische Einstellung des Thallus bedingt es in der Regel, daß derselbe am Substrate fortwächst, ohne sich abzuheben. Es ist daher klar, daß die Rhizoiden schon durch die Richtung des Thallus in eine Lage gebracht werden, in der sie der Pflanze von Nutzen sein können. Die Rhizoiden werden dem Boden zugewandt sein, ohne selbst Krümmungen ausführen zu müssen. Besonders ausgeprägte Tropismen sind daher an Thallusrhizoiden nicht notwendig, da der Thallus, indem er durch Transversal-Phototropismus seinem eigenen Lichtbedürfnis genügt, auch die Rhizoiden in eine für sie günstige Lage bringt.

Sehen wir uns nun unter demselben Gesichtspunkte die Brutknospenrhizoiden an, so finden wir große Unterschiede, die wohl imstande sind, ihren stärkeren Phototropismus und Geotropismus zu erklären. Die Brutknospen sind, ehe sie zu Thallomen auszuwachsen beginnen, nicht dazu befähigt, selbständig Krümmungen auszuführen und ihre Lage zu ändern. Hieraus könnten nun erklärlicherweise mannigfaltige Nachteile für die Brutknospenrhizoiden entstehen, wenn sie nicht auf Grund bestimmter Tropismen ihre Richtung selbst ändern könnten. Freilich werden auch sie meist, aber nicht immer, an der dem Substrat zugewendeten Seite gebildet, doch darf nicht vergessen werden, daß die Brutknospen leicht durch Regentropfen etc. aus ihrer Lage gebracht werden können. Es ist daher sehr wichtig, daß die Rhizoiden, wenn solche schon vorhanden waren, alsbald wieder dem Substrate zuwachsen, wozu sie ihre Tropismen in ausgezeichneter Weise befähigen. Es ist ferner daran zu erinnern, daß die Rhizoiden der Brutknospen sicherlich auch die Aufgabe haben, diese am Substrat zu befestigen. Dazu eignet sich aber der positive Geotropismus und auch der negative Heliotropismus besser als der Hydrotropismus, welch letzterer die Rhizoiden eventuell einem Wassertropfen zuführt. Die fortwachsenden Lappen des Thallus dagegen bedürfen keiner sofortigen Befestigung, da sie ja mit den festhaftenden älteren Teilen zusammenhängen.

III. Teil.

Die Rhizoiden der Farnprothallien.

I. Kapitel.

Vorbemerkungen.

Über die Physiologie der Farnprothallienrhizoiden liegen nur wenige Untersuchungen vor. Einige ausführlichere Angaben verdanken wir Leitgeb (16, 17).

Die Farne, mit denen Leitgeb arbeitete, waren *Ceratopteris thalictroides, Struthiopteris germanica* und *Osmunda regalis.* Er kam auf Grund seiner Experimente, auf die ich im Folgenden noch näher zu sprechen komme, zu folgenden Ergebnissen, „daß

1. die Dorsiventralität der Prothallien eine Lichtwirkung ist und durch die Schwerkraft gar nicht bestimmt wird,
2. daß bei veränderter Beleuchtung eine Umkehrung der Thallusseiten erfolgt (die Dorsiventralität ist den Prothallien daher nicht inhärent),
3. daß Archegonien und Rhizoiden sich immer an der Schattenseite entwickeln.“

Über die Tropismen, speziell den Geotropismus, liegen also keine Angaben vor, sondern nur über den Einfluß äußerer Faktoren

auf die Anlage der Rhizoiden. — Leitgeb verfuhr bei seinen verschiedenen Versuchen folgendermaßen:

Ceratopteris-Sporen wurden auf horizontalem Substrat ausgesät und dann so beleuchtet, daß das Licht einseitig und zwar möglichst parallel zur Oberfläche des Substrates einfiel. Die auswachsenden Prothallien stellten sich mit der zur Dorsalseite werdenden Fläche schräg zur Richtung des einfallenden Lichtes und bildeten auf der Schattenseite Rhizoiden. Wurde nun das Substrat in derselben Ebene um 180° gedreht, so daß das einfallende Licht nunmehr die vorherige Schattenseite traf, so geschah zweierlei. Die Prothallien, die sich vorher nur wenig aufgerichtet hatten, krümmten sich derart, daß ihre ursprünglich belichtete Seite wieder zur belichteten wurde. Jene Prothallien dagegen, die vorher ziemlich steil aufrecht gestanden hatten, bildeten jetzt auf der ursprünglichen Oberseite Rhizoiden.

Ein anderer Versuch, zu dem wieder Ceratopteris-Prothallien als Untersuchungs-Objekte dienten, war der folgende: Die Sporenaussaaten wurden auf einer horizontalen Klinostatenscheibe rotiert. Das Licht fiel parallel zur Oberfläche der Scheibe ein. Die jungen Prothallien stellten sich dann mehr oder weniger vertikal auf, mit dem Scheitel nach oben. Hierbei entstanden die Rhizoiden auf beiden Seiten, während die Archegonien sich nur auf einer Seite ausbildeten. An schnell rotierenden Prothallien zeigte sich die auffallende Erscheinung, daß die Rhizoiden an der Spitze blasenförmig aufgetrieben waren.

Ein dritter Versuch wurde mit Struthiopteris-Prothallien angestellt. In einem Hohlzylinder aus Ton wurden an der Innenfläche Sporen von *Struthiopteris* ausgesät. Dann wurde der Zylinder oben mit einem Moospfropfen zugestopft, durch den für genügende Feuchtigkeit gesorgt war. Ein schräg vorgestellter Spiegel reflektierte von unten her Licht senkrecht hinein. Nach einiger Zeit hatten sich die Prothallien so entwickelt, daß sie horizontal lagen, also senkrecht vom Substrat abstanden. Rhizoiden und Archegonien waren auf der zenithwärts gekehrten Seite entstanden. Aus diesen Versuchen geht mit Sicherheit hervor, daß die Rhizoiden auf der schwächer beleuchteten Seite entstehen. Sie wachsen dann in der vom Lichte abgewendeten Richtung weiter, doch läßt sich aus den Versuchen Leitgebs nicht sicher entnehmen, ob dafür autogener Exotropismus oder negativer Heliotropismus verantwortlich zu machen ist. Denn der Transversal-Phototropismus der Prothallien bringt die Rhizoiden von vornherein in eine Lage, die mit einer eventuellen negativ heliotropischen Ruhelage der letzteren zusammenfällt. Irgend welche geotropische Krümmungen hat Leitgeb anscheinend nicht beobachtet.

Da sich nun bei den Versuchen mit Lebermoosbrutknospen ergeben hatte, daß der negative Heliotropismus den positiven Geotropismus leicht überwinden und dadurch Täuschungen in den Versuchsresultaten herbeiführen kann, mußten die Versuche mit den Farnprothallien derart angestellt werden, daß unter Ausschaltung eines eventuellen Phototropismus der Geotropismus allein untersucht werden konnte.

II. Kapitel.

Versuchsanordnung.

Es handelte sich zunächst darum, festzustellen, in wieweit die Rhizoiden der jüngsten Prothallien, besonders das primäre Rhizoid, geotropisch reagieren, oder ob sich überhaupt kein Einfluß der Schwerkraft auf die Rhizoiden geltend mache. Dann war die Frage zu beantworten, wie sich die Rhizoiden älterer Prothallien verhalten.

Zur Frage nach dem Geotropismus des primären Prothalliumrhizoides, sowie der nächst jüngeren Rhizoiden wurden Kulturen auf Agar und auf Wasser angelegt. Agar wurde in etwa 3—4 mm dicker Schicht in flachen Petrischalen ausgegossen. Nach dem Erstarren wurden dann Sporen von *Struthiopteris germanica,* einer Spezies, die mir auch bei allen folgenden Versuchen als Hauptuntersuchungsobjekt diente, darauf ausgesät. — Für die Kulturen auf Wasser wurden kleine Uhrgläschen verwendet, die in flachen Petrischalen standen, deren Boden mit Wasser bedeckt war. In die Uhrgläschen wurde dann ebenfalls Wasser gefüllt und die Sporen darauf ausgesät. Durch Bedeckung der Petrischalen war für genügende Luftfeuchtigkeit gesorgt. Die Kulturen, die in dieser Weise angelegt waren, wurden dicht an einem Fenster auf eine auf einem Dreifuß liegende Glasplatte gesetzt und durch einen Spiegel von unten her beleuchtet. Es war damit eine annähernd gleich starke Beleuchtung beider Seiten erreicht, so daß weder eine typisch dorsiventrale Ausbildung der Prothallien noch heliotropische Krümmungen zustande kommen konnten. Die Petrischalen brauchten bei Untersuchung dieser Kulturen mit schwacher Vergrößerung nicht aufgedeckt zu werden. — Eine dritte Methode, die ebenfalls zur Untersuchung der ersten Rhizoiden diente, war die folgende: Auf einen Objektträger wurden mit Kanadabalsam Streifen aus Spiegelglas rahmenförmig aufgekittet, aber so, daß eine Längsseite des Rechteckes offen blieb. Dann wurde ein anderer Objektträger ebenfalls mit Kanadabalsam aufgeklebt. So war eine Kammer mit einer offenen Seite geschaffen. In diese Kammer wurde nun Agar hineingegossen und, nachdem die Oberfläche desselben erstarrt war, wurden die Sporen darauf ausgesät. Diese Kultur stellte ich dann senkrecht in einer feuchten Kammer auf, deren Wände rings mit Fließpapier ausgelegt waren, um eine möglichst diffuse Beleuchtung zu erzielen. Diese Objektträgerkulturen ließen sich unter dem Mikroskop noch bei mittlerer Vergrößerung untersuchen, ohne daß eine Entfernung aus der feuchten Kammer auf die Rhizoiden einen schädlichen Einfluß ausgeübt hätte.

Für die Versuche mit älteren Prothallien wurden dieselben feuchten Kammern angewandt, wie für die Kulturen mit Lebermoosbrutknospen. Als Material verwandte ich hierfür ältere, schon ausgewachsene Prothallien von *Pteris serrulata* und *Aspidium molle,* die bereits auf der Ventralseite Archegonien trugen. Diese Prothallien standen mir in größerer Menge zur Verfügung und erwiesen

sich beim Experimentieren als ein geeignetes Untersuchungsobjekt. Erwähnt möge werden, daß ein verschiedenes Verhalten der genannten Spezies nicht zu konstatieren war. Die Prothallien wurden mit der Dorsalseite auf das nasse Fließpapier gelegt und hafteten daran so fest, daß sie in keiner der gewählten Lagen abfielen. Die Versuche wurden derart angestellt, daß die Prothallien liegend, hängend oder an vertikalem Substrate kultiviert wurden, und dabei so, daß die Ventralseite frei war. Die bereits vorhandenen Rhizoiden wurden mit einer scharfen Schere glatt abgeschnitten. Daß dies für die Neubildung von Rhizoiden in keiner Weise störend war, ergab sich bei den Versuchen. Es genügte selbst, nur Teile des Prothalliums zu verwenden, da diese ebenfalls ausgiebig Rhizoiden zu produzieren imstande waren.

III. Kapitel.

Versuchsergebnisse.

An 2 Kulturen auf Wasser und auf Agar, die in ihren Versuchsergebnissen anfänglich die gleichen Befunde aufwiesen und die ich deshalb hier zusammen behandeln will, ließ sich zunächst Folgendes feststellen. Schon wenige Tage nach der Aussaat der Struthiopteris-Sporen trat bei beiden Kulturen am gleichen Tage die Keimung ein. Meist bildete sich dabei, ehe überhaupt eine Zellteilung eingetreten war, ein Teil des Keimschlauches als primäres Rhizoid aus, das unter den gegebenen Bedingungen nach den verschiedensten Richtungen wuchs. Es fanden sich darunter Rhizoiden, die senkrecht in das Substrat hineindrangen, also den Anschein eines positiven Geotropismus erweckten; andere standen aber senkrecht vom Substrat ab; die meisten waren schräg gerichtet, und zwar entweder nach oben oder nach unten. Dies zeigte sich deutlich erst nach einigen Tagen, nachdem die Rhizoiden eine genügende Länge erreicht hatten. Die einzelnen Wurzelhaare waren dabei aber nicht gerade, sondern mehr oder minder geschlängelt gewachsen. Da für genügendes Licht gesorgt war, ergrünten die heranwachsenden Prothallien; ferner nahmen sie, da die Sporen nicht allzu dicht ausgesät waren, bald Flächenform an. Auch in diesem Alter boten die Kulturen in Bezug auf die Rhizoiden kein wesentlich anderes Bild. Die jungen Prothallien selbst wandten ihre Flächen nach allen beliebigen Richtungen. Rhizoiden kamen aus beiden Seiten der Prothallien hervor und zeigten keine bevorzugte Wachstumsrichtung. Die neu hinzugekommenen Rhizoiden verhielten sich also wie die primären. — Erst nach längerer Zeit zeigte sich dann an diesen Kulturen noch, daß die Entwicklung der Prothallien in der Agarkultur bessere Fortschritte machte, wie die auf Wasser. Bei der letzteren stellten die Prothallien bald ihr Wachstum ein und starben ab, während die auf Agar gezogenen kräftig weiter gediehen. Ein ähnliches Resultat in Bezug auf die Richtung der Rhizoiden lieferte eine Struthiopteris-Sporen-

aussaat auf Agar, die zwischen 2 Objektträgern in der oben beschriebenen Weise angelegt war. An der anfangs vertikal gestellten Kultur waren nur wenige Rhizoiden entstanden, die nach verschiedenen Richtungen wuchsen. Eine Drehung der Kultur um 90° bewirkte keine Umänderung der Wachstumsrichtung, vielmehr wuchsen die Rhizoiden in ihren Richtungen weiter fort. — Aus allen diesen Beobachtungstatsachen ergibt sich also das gemeinsame Resultat, daß die primären Prothallienrhizoiden von *Struthiopteris germanica* vollkommen ageotropisch sind.

Für die nunmehr zu schildernden Versuche mit älteren Prothallien wurden, wie oben bereits gesagt, dieselben feuchten Kammern, wie ich sie für die Lebermoosbrutknospen verwendete, benutzt.

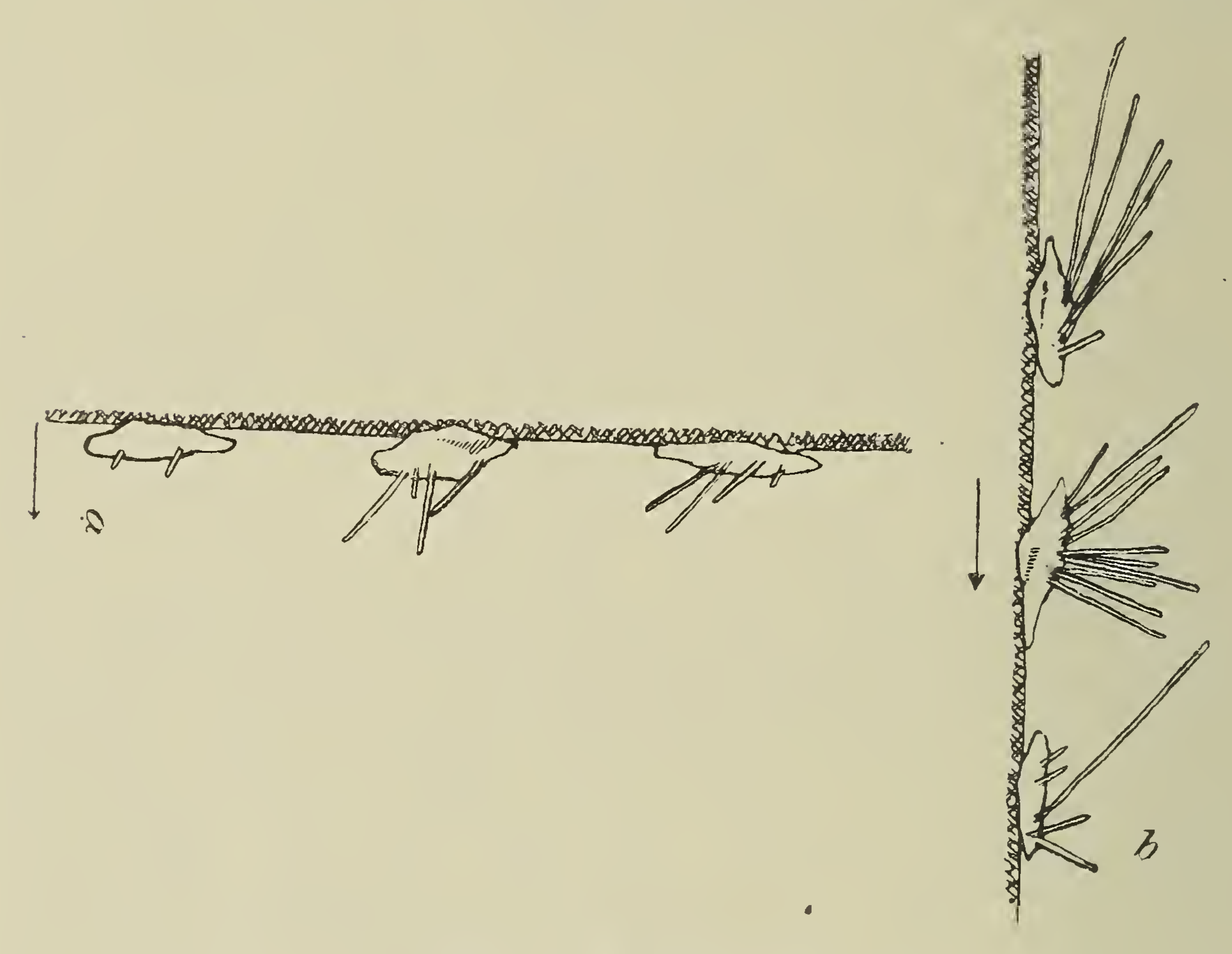


Fig. 8. *Aspidium molle.*

Als Untersuchungsobjekte dienten die Prothallien der beiden bereits genannten Farne, *Pteris serrulata* und *Aspidium molle.* Einige Tage nach Anlage der Kulturen traten die ersten neuen Rhizoiden auf — die alten waren in angegebener Weise vorher abgeschnitten worden —, ohne eine bestimmte bevorzugte Wachstumsrichtung zu zeigen (Fig. 8a). Diese Kulturen waren zunächst so angelegt worden, daß die Ventralseiten der Prothallien als freie Seiten nach abwärts gekehrt waren. Durch eine Drehung um 90° wurde dann erreicht, daß die Prothallien vertikal standen. Die Rhizoiden, die sich bereits an den hängenden Prothallien entwickelt hatten, wuchsen nach der Drehung in derselben Richtung wie früher weiter, ohne irgend welche Knie oder Krümmungen zu bilden; auch die neu hinzukommenden ließen keine bevorzugte Richtung erkennen. Sie wuchsen in gleicher Weise schräg nach aufwärts wie auch nach

abwärts, und zwar erreichten auch die aufwärts wachsenden Rhizoiden schon innerhalb von 5 Tagen eine recht beträchtliche Länge (Fig. 8b).

Andere Kulturen wurden von vornherein so angelegt, daß die Prothallien die Ventralseite nach aufwärts kehrten. Auch hier entwickelten sich die Rhizoiden kräftig und wuchsen frei in die Luft hinein, je nach ihrem Entstehungsort mehr oder weniger senkrecht zum Substrat. Sie ließen ebenfalls keine Krümmungen unter dem Einfluß der Schwerkraft erkennen. Auch Wachstumshemmungen, wie sie unter ähnlichen Umständen an den Rhizoiden der Lebermoosbrutknospen auftraten, machten sich hier nicht bemerkbar. Außer diesen Kulturen wurden ferner solche angelegt, bei denen die Prothallien von Anfang an vertikal standen. Auch diese trieben Rhizoiden nach der freien Seite aus, die büschelförmig abstanden, ohne in ihrer Wachstumsrichtung durch die Schwerkraft beeinflußt zu werden.

Aus allen meinen Versuchen, betreffend den Einfluß der Schwerkraft auf die Rhizoiden der Farnprothallien, geht also hervor, daß die Anlage der Rhizoiden in keiner Weise abhängig von der Schwerkraft ist, und daß die Rhizoiden selbst ageotropisch sind.

IV. Kapitel.

Anatomische Beobachtungen.

Da die Rhizoiden von *Struthiopteris germanica* sowohl, wie von *Pteris serrulata* und *Aspidium molle* in anatomischer Hinsicht keinen wesentlichen Unterschied aufzuweisen haben, so mag es genügen, sie im Folgenden gemeinsam zu besprechen. Es zeigte sich zunächst, daß die einzelnen Rhizoiden in Bezug auf ihren Inhalt, wie auch auf die Verteilung desselben sich recht verschieden verhalten, daß es aber nicht möglich ist, eine Einteilung derselben auf anatomischer Grundlage vorzunehmen.

Was zunächst den Entstehungsort der Rhizoiden anbelangt, so sei darauf hingewiesen, daß sie nicht aus besonders präformierten Initialzellen entstehen, wie an den untersuchten Lebermoosbrutknospen, sondern daß jede beliebige oberflächlich gelegene Zelle dazu befähigt ist, zu einem Rhizoid auszuwachsen. Bald nachdem der Keimschlauch sich vorgestülpt und die Sporenmembran zersprengt hat, entsteht gewöhnlich am basalen Ende der Zelle ein kleiner Buckel, der sich rasch weiter entwickelt und ein primäres Rhizoid liefert, das gegenüber den später hinzukommenden Rhizoiden verhältnismäßig kurz bleibt. Anfänglich bildet nun fast jede neu entstehende Zelle des zunächst nur fadenförmigen Prothalliums an ihrem basalen Ende ein Wurzelhaar. Später findet dann ein mehr lokalisiertes Auftreten der Wurzelhaare statt, indem diese hauptsächlich an der Mittelrippe des Prothalliums entstehen und nicht auf dessen flach ausgebreiteten Seitenpartien. Die Hauptmenge der Rhizoiden bleibt auf die hintere Hälfte des Prothalliums beschränkt.

Betrachten wir nun den Inhalt der Rhizoiden und seine Verteilung. Was zunächst das Protoplasma anbelangt, so ist es stets als ein überall gleichmäßig starker Wandbeleg entwickelt, der auch an der Spitze meist nur dünn bleibt. Nur in seltenen Ausnahmefällen findet sich dort eine größere Plasmaansammlung, wie sie ähnlich in den Spitzen der abstehenden Lebermoosrhizoiden vorhanden ist. In diesem Wandbeleg liegt nun der große Kern ziemlich weit hinter der Spitze, oft selbst in der basalen Hälfte des betreffenden Rhizoides, während er bei den Lebermoosbrutknospen-Rhizoiden, worauf bereits oben hingewiesen wurde, dicht hinter der Spitze liegt. Der Kern selbst hat die Form einer Biconvex-Linse. In dem protoplasmatischen Wandbeleg liegen ferner häufig Chloroplasten oder auch Leukoplasten, die mitunter noch Stärke führen. Es konnten hier ziemlich lange Wurzelhaare gelegentlich aufgefunden werden, in denen solche Chloro- und Leukoplasten mit Stärke nachweisbar waren; dagegen fehlten sie vielfach schon jungen Rhizoiden, während andere sie besaßen, so daß ihr Vorkommen individuell recht verschieden ist. Irgend welche Beziehungen dieses Vorkommens von Stärke in den Rhizoiden zu dem Entstehungsort oder in Abhängigkeit von äußeren Umständen waren nicht erkennbar, da selbst aus Nachbarzellen stammende Rhizoiden dergleichen Differenzen zeigten. Eine Umlagerung der Stärke infolge der Gravitation war in stärkeführenden Rhizoiden niemals zu konstatieren. Das Fehlen geotropischer Empfindlichkeit dürfte biologisch darauf zurückzuführen sein, daß das „apoheliogene“[1]) Entstehen der Rhizoiden in Verbindung mit dem Transversal-Phototropismus der Prothallien einen Geotropismus der Rhizoiden überflüssig macht. Das Prothallium wird infolge seines Transversal-Phototropismus unter natürlichen Bedingungen stets eine solche Lage einnehmen, daß die dem Boden zugewandte Seite die dunklere ist und an dieser dann die Rhizoiden entstehen. Eine senkrechte Aufrichtung des Prothalliums an horizontalem Substrat dürfte am natürlichen Standorte nur selten vorkommen, und darum ist der Geotropismus für die Rhizoiden der Farnprothallien entbehrlich.

IV. Teil.

Die Rhizoiden der Laubmoose.

I. Kapitel.

Historische Vorbemerkungen.

Über die Physiologie der Rhizoiden der Laubmoose liegt eine Reihe von Arbeiten vor, aber nur wenige befassen sich mit dem Geotropismus dieser Organe.

[1]) Ich verstehe unter „apoheliogener“ Entstehung die Anlage von Tochterorganen auf der vom Licht abgewandten Seite des Mutterorganes.

Während Haberlandt (22) die Ansicht vertritt, daß die Laubmoosrhizoiden hauptsächlich ein Absorptionsgewebe darstellen, das dem der Wurzeln hinsichtlich seiner Leistungsfähigkeit durchaus nicht nachsteht, ist Paul (25) anderer Meinung, indem er die Laubmoosrhizoiden als Haftorgane betrachtet und diese Funktion vor allen übrigen in den Vordergrund stellt. Auf diese Fragen näher einzugehen, ist nicht meine Aufgabe. Ein eventueller Geotropismus der Rhizoiden wird diesen zur Ausübung beider Funktionen nützlich sein.

Czapek (21) konnte an der Hand von Zentrifugalversuchen zeigen, daß die Protonemafilze diageotropisch reagieren. Er schreibt darüber: „Ein sehr interessantes Vergleichsobjekt, welchem gleichfalls Sachs lebhafteste Aufmerksamkeit schenkte, ist das Moosprotonema von *Funaria hygrometrica*. Die Protonemafilze sind genau so wie *Marchantia* ausgezeichnet diaphototropisch. Wie der Umstand beweist, daß alle Seitenzweige in einer zur Lichteinfallsrichtung senkrechten Ebene entstehen und sich auch darin ausbreiten, kommt den Protonemafäden auch Photoauxesis zu, d. h. Einfluß der Beleuchtungsrichtung auf Entstehung und Ausbildung seitlicher Organe. Wie mir Zentrifugalversuche zeigten, die ich bei Wiederholung der Sachs'schen Experimente ebenfalls anstellte, sind diese Protonemafilze entschieden diageotropisch.“

Die hauptsächlichsten Angaben und Versuche über den Geotropismus der Laubmoosrhizoiden verdanken wir Němec (23, 24). Lassen wir den Autor selbst sprechen: „Junge Hauptrhizoiden der keimenden Brutknospen (von *Bryum argenteum*) enthalten in ihrer Endzelle reichliche Stärke, sie sind auch deutlich positiv geotropisch. Die bei *Fissidens taxifolius* im Dunkeln in der Blattachsel erwachsenden, negativ geotropischen Rhizoiden haben anfangs in der Endzelle eine körnchenführende Vakuole, wie sie Giesenhagen in den Rhizoiden der Characeen beobachtet hat. Später wird dieselbe durch eine reichliche, in der Endzelle sich bildende Stärke ersetzt. Die Stärke dieser Endzellen der Rhizoiden führt in der Längsrichtung der Zellen sehr träge Bewegungen unter dem Einfluß der Schwerkraft aus (*Bryum argenteum*), oder sie verschiebt sich in dieser Richtung überhaupt nicht. Sie liegt jedoch im wandständigen Plasmabeleg und kann sehr leicht, nachdem die Rhizoiden aus ihrer vertikalen Lage gebracht wurden, einen Druck auf die Plasmahaut ausüben.“

Eine andere wichtige Mitteilung über den Geotropismus der Laubmoosrhizoiden, auf die bereits kurz hingewiesen wurde, verdanken wir ebenfalls Němec (24). Er stellt nämlich fest, daß das im Dunkeln aus Fissidens-Stämmchen gezogene Protonema negativ geotropisch ist. Eine wohl zutreffende Erklärung für diese Erscheinung sieht Němec in folgendem Versuchsergebnis: Stämmchen des genannten Mooses wurden mit einer ca. 1 cm dicken Erdschicht überschüttet. Nach 4 Monaten erschienen an der Oberfläche zahlreiche neue Stämmchen. Man muß sich also vorstellen, daß die verschütteten Moosstämmchen nach oben Protonemafäden emporschicken, die an der Oberfläche des Substrates neues ergrünendes

Chloronema und daran Moospflänzchen bilden. — Die Erscheinung des negativen Geotropismus war bereits von Correns (20) für Protonema, das aus Bryum-Brutkörperchen gezogen war, nachgewiesen worden.

II. Kapitel.

Versuchsanordnungen.

Für die Versuche wurden anfangs Sporen verschiedener Moose (*Funaria hygrometrica, Catharinea undulata, Dicranum scoparium* und *Polytrichum commune)* auf Nähragar (0,5 % NH_4NO_3, 0,5 % KH_2PO_4, 0,2 % $MgSO_4$, 0,2 % $Ca(NO_3)_2$, 0,001 % $Fe_3[PO_4]_2$, 2 % Agar, 96,6 % Wasser) in flachen Petrischalen ausgesät, um an den jungen Moospflänzchen, die sich ev. aus dem Chloronema entwickeln würden, das Verhalten der primären Hauptrhizoiden unter dem Einfluß der Schwerkraft studieren zu können. Aus nicht bekannten Gründen unterblieb ein Auskeimen der Moossporen, so daß diese Versuche als erfolglos abgebrochen werden mußten. Es wurde deshalb des weiteren mit jungen Moosstämmchen von *Bryum argenteum, Br. capillare* sowie *Leptobryum pyriforme* experimentiert, deren Verhalten stets das gleiche war, so daß es im Folgenden nicht nötig sein wird, diese drei Formen auseinander zu halten. Zu den Versuchen dienten Pflänzchen von ca. 1 cm Länge, wie sie sich auf Erde, die mit Chloronema dicht überzogen war, im Gewächshaus des Institutes reichlich vorfanden. Die kleinen Stämmchen wurden vom Substrat abgehoben, nach Möglichkeit von den anhaftenden Erdpartikelchen durch vorsichtiges Abspülen befreit und nunmehr auf Nähragar von der oben angegebenen Zusammensetzung in Petrischalen ausgelegt. Die Stämmchen, die dem Agar so ihrer Länge nach anlagen, konnten je nach der Stellung der Schale senkrecht mit der Spitze nach aufwärts oder abwärts, oder auch horizontal liegend und hängend gezogen werden. Ferner wurde dieselbe Versuchsanordnung getroffen, wie ich sie oben bei der Besprechung der Farnprothallienkulturen geschildert habe, im Glasrahmen zwischen zwei Objektträgern, die in feuchten Kammern aufgestellt wurden. Hier wurden die Moosstämmchen mit ihrem basalen Ende senkrecht in den Agar hineingesteckt und waren in dieser Lage gut zu beobachten. Sonderbarerweise entwickelten sie sich unter diesen Kulturbedingungen sehr schlecht weiter, was meiner Ansicht nach nur auf eine schädigende Einwirkung des als Klebmittel verwendeten Kanadabalsams zurückgeführt werden kann, da die dem Agar zugesetzten Stoffe, wie sich bei den übrigen Kulturen ergab, keine Wachstumshemmung oder -Störung zur Folge hatten. Diese Versuchsanordnungen dienten hauptsächlich für die Untersuchung von Hauptrhizoidensystemen, die wohl von jenen Rhizoiden zu unterscheiden sind, die seitlich an den Stämmchen einen mehr oder minder dichten Filz bilden. Für die Untersuchung dieser zweiten Gruppe von Rhizoiden wurden andere Versuchsmethoden angewandt:

Größere Stämmchen der zu untersuchenden Moose wurden zu diesem Zwecke mit einem feinen Seidenfaden gegen einen Objektträger gebunden. Mehrere der so hergerichteten Kulturen klemmte ich dann in eine größere Glasschale, die mit feuchtem Fließpapier ausgelegt war, ein, worauf die Schale wieder zugedeckt wurde. Auch submerse Kulturen, bei denen die Stämmchen in gleicher Weise gegen einen Objektträger gebunden waren, wurden angelegt. — Die in den flachen Petrischalen hergerichteten Kulturen konnten jederzeit mit dem Mikroskop untersucht werden, jedoch nur bei Anwendung schwacher Objektive. Ein Öffnen der Schalen mußte nämlich vermieden werden, um ein Kollabieren der Rhizoiden zu verhindern, das in trockener Luft leicht eintritt, wenn auch die Empfindlichkeit der Laubmoosrhizoiden hierin der der Lebermoosrhizoiden weit nachsteht. — Da der Nähragar genügend wasserreich war, so wurde eine besondere Wasserzufuhr, wie sie für die Versuche mit Lebermoos- und Farnprothallien-Rhizoiden angewandt werden mußte, überflüssig. Hydrotropische Erscheinungen, die ev. den Geotropismus hätten störend beeinflussen können, waren hierbei ausgeschaltet. Heliotropische Krümmungen wurden durch Aufstellen eines Papierschirmes verhindert, der eine gleichmäßige diffuse Beleuchtung der Kulturen bewirkte. Auch gänzlich verdunkelte Kulturen wurden angelegt. — Sämtliche Versuche gelangten im Treibhause zur Ausführung.

III. Kapitel.

Versuchsergebnisse.

Wir wollen zunächst das Verhalten der Hauptrhizoiden-Systeme betrachten. Ich verstehe darunter solche Systeme von Rhizoiden, die im Gegensatz zu den häufig vorkommenden, senkrecht vom Moosstämmchen abstehenden und meist dicht gestellten Filzrhizoiden in den Boden dringen, indem sie einerseits der Ernährung der Pflanze dienen, andererseits aber auch die Funktion von Haftorganen zu erfüllen haben.

Solche Hauptrhizoiden finden sich bei allen Laubmoosen, während Filzrhizoiden nicht an allen Arten vorkommen.

Wie Correns (20) an einer großen Anzahl von Beispielen dargelegt hat — es muß hier auf seine Arbeit verwiesen werden —, besteht zwischen dem Protonema, oder besser gesagt „Chloronema", und den typischen Rhizoiden keine feste Grenze. Charakteristisch für das Chloronema sind gerade Querwände, farblose Membranen, reichlicher Besitz von Chlorophyllkörnern. Im Gegensatz dazu besitzen die typischen Rhizoiden modifizierte braune Membranen, schräge Querwände, wenige oder gar keine Chlorophyllkörner. Zwischen diesen beiden Formen gibt es zahlreiche Übergänge. Sogar ein und derselbe Zellfaden kann in verschiedenen Teilen verschiedenen Charakter tragen. Darüber sagt Correns l. c. einmal: „Der Übergang eines Rhizoides in einen Chloronemafaden ist ent-

weder ein rascher, fast plötzlicher, oder es wachsen am Rhizoid ruhende Anlagen zu etwas dickeren Fäden aus, deren Äste wieder dicker werden und so fort."

Im Folgenden sollen nun an der Hand von Figuren die einzelnen Versuchsergebnisse besprochen werden. Die nebenstehende Figur 9 zeigt ein Moosstämmchen, das in einer Petrischale in vertikaler Stellung auf Agar festlag und in diffusem Lichte kultiviert

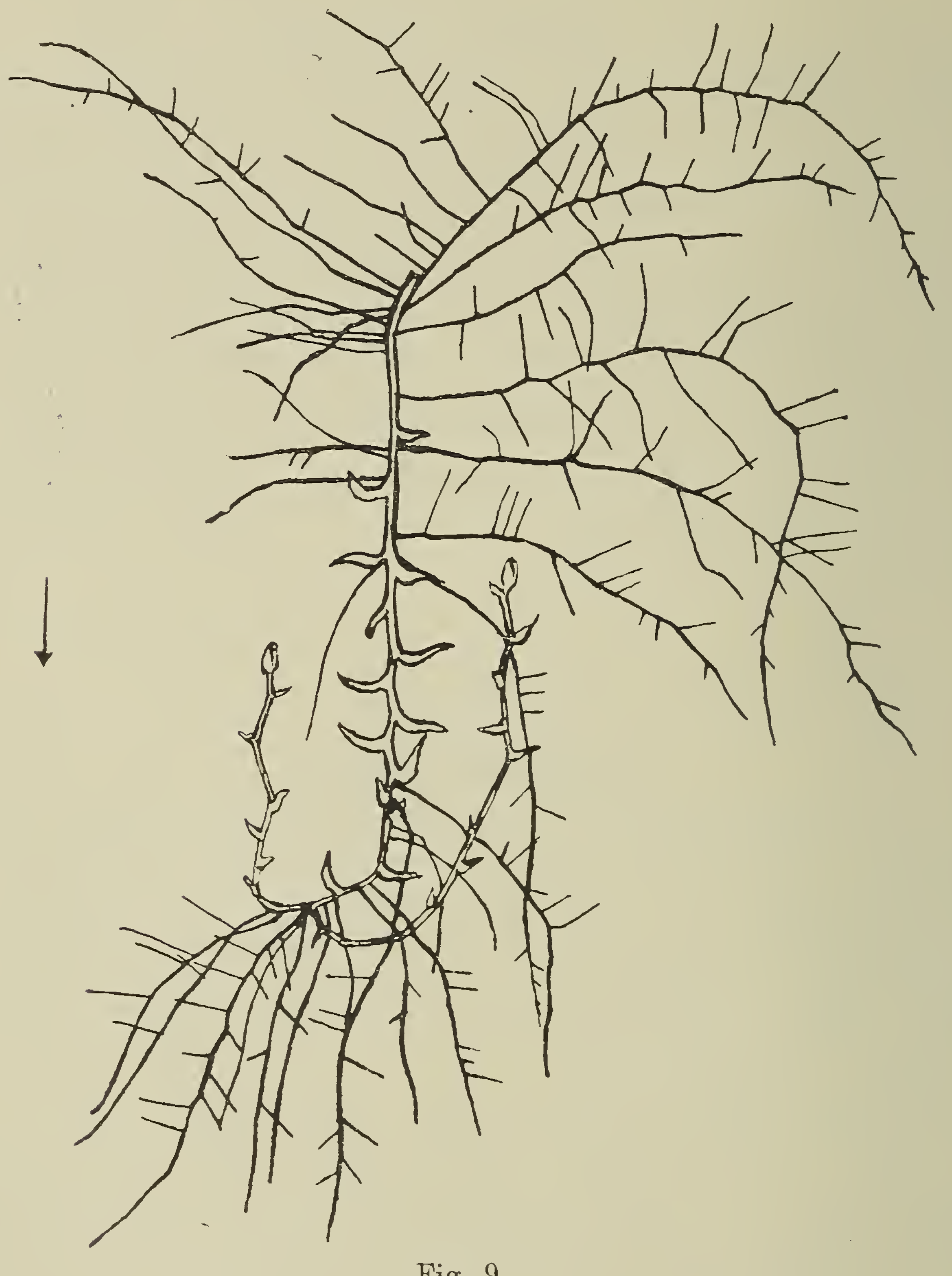


Fig. 9.

wurde. Sein basales Ende war dabei nach oben gerichtet. Dies Stämmchen ist weitergewachsen und es sind an ihm zwei junge Stämmchen entstanden, die sich nunmehr entgegen der Richtung der Schwerkraft emporgerichtet haben. Wie aus der Figur ersichtlich, sind überall an den Stämmchen Rhizoiden entstanden, die als typische Hauptrhizoiden und nicht als Filzrhizoiden ausgebildet sind, was schon aus ihrer bedeutenden Länge zur Genüge hervor-

geht. Die Rhizoiden sind nach einem anfangs scheinbar ageotropischen Wachstum mit ihren Spitzen allmählich in eine mehr oder minder der Schwerkraftrichtung zugekehrte Lage eingerückt und zwar nicht unter Bildung von Knien, sondern in Bögen von ziemlich großen Radien. Wie ferner aus der Figur zu ersehen ist, werden die kurzen, an den Hauptrhizoiden entstehenden Seitenrhizoiden in keiner Weise durch die Schwerkraft beeinflußt, sondern wachsen unter einem für sie charakteristischen Eigenwinkel vom Hauptrhizoid fort. Im vorliegenden Falle waren zufälligerweise diese Seitenrhizoiden wie typisches Chloronema ausgebildet, doch



Fig. 10.

ist dies weiter nicht von Bedeutung, da in anderen Fällen auch Seitenrhizoiden mit schrägen Querwänden, modifizierten Membranen und wenig Chlorophyll keine geotropische Reaktion erkennen ließen, während die dazugehörigen Hauptrhizoiden positiv geotropisch waren. Auch die Anlage der Seitenrhizoiden wird nicht durch die Schwerkraft beeinflußt, wie ohne weiteres aus der Zeichnung erkannt werden kann.

Nachdem das vorliegende Moospflänzchen noch zwei Tage in der ursprünglichen Lage kultiviert worden war, wurde es in der gleichen Ebene um 90° gedreht, so daß die Stämmchen nunmehr horizontal lagen. Nach einigen Tagen zeigte sich ein Bild, wie

es die folgende Figur 10 darstellt. Die Figur gibt nur den unteren Teil der vorigen wieder. Die einzelnen Rhizoiden sind noch größtenteils leicht zu identifizieren. Die an der Basis der urt sprünglichen Hauptstämmchen entstandenen Rhizoiden, die in devorausgehenden Figur die typischen Bögen zeigten, haben jetzr ihr Wachstum eingestellt, und auch der ältere Teil des Stämmchens zeigt keine Veränderungen mehr; nur die neu zuwachsenden jüngeren Teile sind noch zu Krümmungen befähigt. Es zeigte sich eine deutliche Tendenz der horizontal liegenden Rhizoiden, mit ihren Spitzen bogenförmige, nach abwärts gerichteten Krümmungen unter dem Einfluß der Schwerkraft auszuführen. Eine Richtungsänderung der Seitenrhizoiden ist auch hier nicht zu konstatieren.

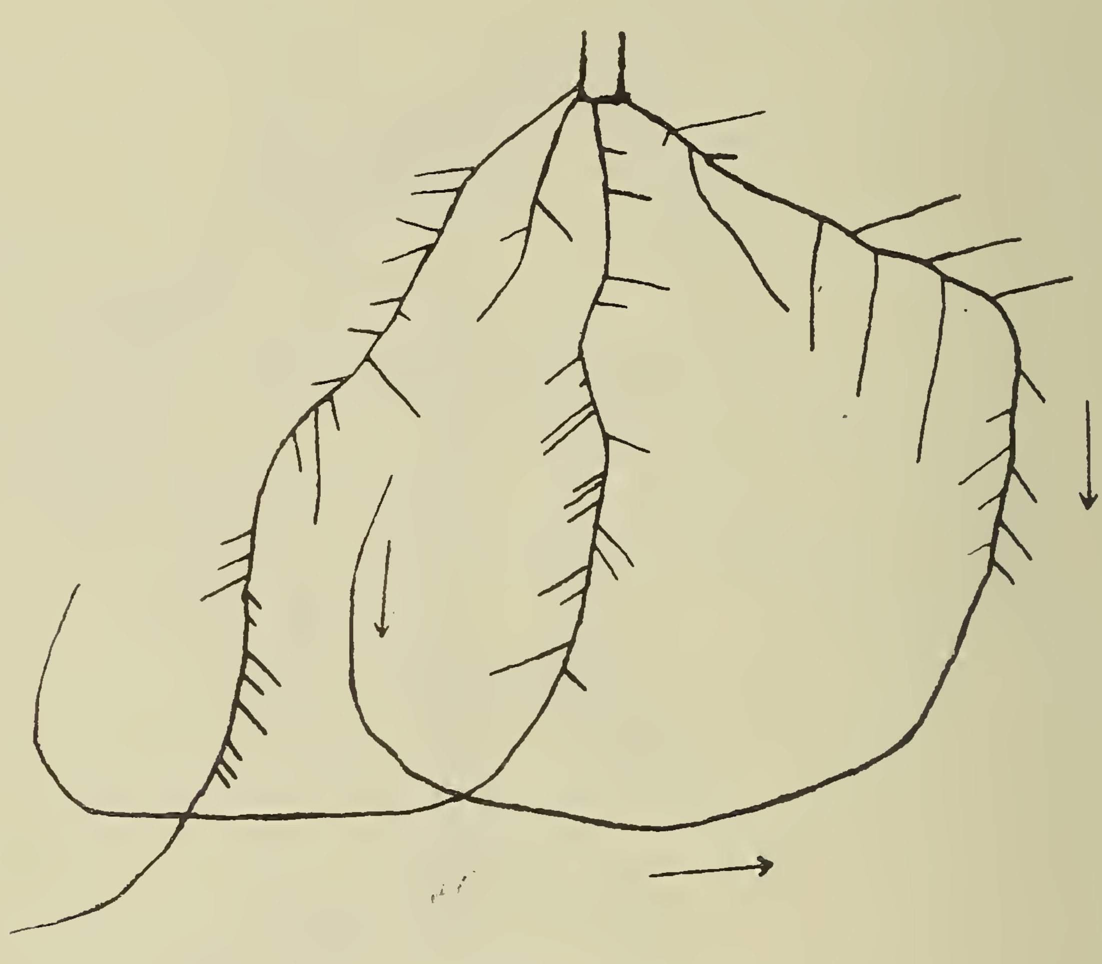


Fig. 11.

Wesentlich anders war das Ergebnis, wenn Moosstecklinge im Dunkeln kultiviert wurden. Versuche dieser Art sind bereits von Němec angestellt worden, worauf oben schon hingewiesen wurde. Meine Resultate waren im Wesentlichen die gleichen, konnten aber noch in einiger Hinsicht erweitert werden. Ein Moosstämmchen (Fig. 11), an dessen basalem Ende sich bereits 4 Hauptrhizoidensysteme entwickelt hatten, diente zu diesem Versuche. Das Stämmchen wurde an eine Agarfläche sanft angedrückt, so daß es festhaftete und seine Längsachse vertikal stand. In dieser Lage wurde es einige Tage in diffuser Beleuchtung gelassen. Die weiter gewachsenen Partien der Rhizoiden haben jetzt, wie aus der Figur deutlich zu entnehmen ist, eine von ihrer ursprünglichen Lage abweichende Richtung unter dem orientierenden Einfluß der Schwerkraft angenommen. Die Seitenäste der Hauptrhizoiden tragen typischen Rhizoidencharakter, und nur vereinzelt finden sich solche

mit mehr Chloronema-artigem Habitus. — Nunmehr wurde diese Kultur um 90° gedreht, so daß die Achse des Stämmchens, sowie die ursprünglich vertikal stehenden Rhizoidenteile eine horizontale Lage einnahmen. Ein übergedeckter schwarzer Pappsturz diente zum Lichtabschluß. Nach einigen Tagen zeigte sich die sehr auffallende Erscheinung, daß die Rhizoiden sich entgegen der Schwerkraftrichtung, also negativ geotropisch, in einem großen Bogen emporgerichtet hatten. Das in der Figur am weitesten links dargestellte Rhizoid stellte im Dunkeln bald sein Wachstum ein, während die beiden anderen sich kräftig weiterentwickelten. Es konnte daher eine Rückdrehung der ganzen Kultur in die ursprüngliche Lage vorgenommen werden, und diese hatte eine nochmalige Krümmung der Rhizoiden in negativ geotropischem Sinne zur Folge. Es ist hiermit erwiesen, daß nicht nur im Dunkeln negativ geotropische Rhizoiden entstehen (Correns, Němec), sondern daß auch Rhizoiden, die im Lichte entstanden und einige Zeit auch im Hellen positiv geotropisch reagiert haben, bei ihrer Verdunkelung eine geotropische Umstimmung erfahren, die aus den oben erwähnten biologischen Gründen als recht zweckmäßig erscheinen muß. Auf die charakteristische Erscheinung des Fehlens von Seitenrhizoiden an im Dunkeln gewachsenen Hauptrhizoiden ist meines Wissens noch nicht hingewiesen worden. Ferner zeigten diese im Dunkeln gezogenen Rhizoiden farblose Membranen. Eine scharfe Grenze zwischen den beiden verschiedenen Membranmodifikationen war jedoch nicht zu konstatieren, vielmehr vollzog sich der Übergang allmählich in der ersten bogenförmigen Krümmung. Die Querwände sind schräg wie bei typischen Rhizoiden, und Chloroplasten fehlen bei den dunkel gehaltenen Rhizoiden gänzlich.

Im Folgenden mögen nun noch einige Fälle besprochen werden, die zwar nicht die tropistischen Eigenschaften der Rhizoiden, sondern die des Chloronemas und der Zwischenformen betreffen, aber doch in diesem Zusammenhang wegen der nahen Verwandtschaft von Rhizoiden und Chloronema erwähnt werden müssen. Es kann vorkommen, daß an typischen Chloronemafäden direkt mehr oder minder rhizoidenähnliches Protonema entsteht, das dann gleichfalls Krümmungen nach abwärts ausführt. Wir haben es also in diesem Falle mit positivem Geotropismus zu tun, während Czapek (vergl. oben) es dem Protonema-Diageotropismus zuschreibt. Dieser Widerspruch dürfte darauf zurückzuführen sein, daß Sachs und Czapek mit typischem Chloronema experimentierten, während es sich bei meinen Versuchen um Übergangsformen zwischen Chloronema und Rhizoiden handelte. Diese Zwischenstufen verhalten sich also wie typische Rhizoiden.

Bei einem anderen Versuche wurden Flocken von echtem Chloronema ca. 1 cm tief in Agar eingetaucht und in diffuser, gleichmäßiger Beleuchtung weiter kultiviert, Dabei trat eine dem negativen Geotropismus der verdunkelten Rhizoiden analoge Erscheinung auf. Das fadenförmige Chloronema wuchs schräg nach oben empor, wobei sich vielfach die Beobachtung machen ließ, daß die Chloroplasten sich an den oberen und unteren Querwänden der

Zellfäden ansammelten. In gleicher Weise unter Agar kultivierte Moosstämmchen entwickelten allseits gleich beleuchtet schräg nach aufwärts wachsendes Chloronema von demselben Habitus. Daß es sich nicht um Aerotropismus handelte, bewies eine Umkehrung der Kultur, wobei die freie, von Luft getroffene Agarseite nun nach unten gekehrt war. Auch hier wuchs das Chloronema schräg nach oben, diesmal also weiter in den Agar hinein.

Dasselbe Verhalten zeigte eine in Wasser submers angelegte Kultur. Auch hier entstand schräg nach oben wachsendes Chloronema aus den einzelnen vertikal gestellten Moosstämmchen. Ob die Richtung unter diesen Umständen durch den Auftrieb im Wasser beeinflußt wird, mag dahingestellt bleiben. Wir müssen also unter den angewandten Versuchsbedingungen für das Chloronema einen Klinogeotropismus annehmen und zwar einen negativen, d. h. nach aufwärts gerichteten. Wenn nun das Chloronema nach Sachs und Czapek normalerweise diageotropisch (d. h. transversalgeotropisch [1]) reagiert, so müssen wir auch in diesem Falle eine Umstimmung annehmen, die durch das völlige Eintauchen in das Substrat bedingt wird und den Transversalgeotropismus in einen negativen Klinogeotropismus verwandelt. Ausschlaggebend für diese Umstimmung dürfte wohl der Sauerstoffmangel sein.

Anhangsweise möge hier kurz mitgeteilt werden, inwieweit ein Einfluß der Schwerkraft auf die Anlage der Rhizoiden zu beobachten war. Bei Hauptrhizoidensystemen konnte ein solcher überhaupt nicht wahrgenommen werden.

Was die Entstehung der, wie oben bereits kurz erwähnt, ageotropischen Filzrhizoiden anbelangt, so habe ich nur wenige diesbezügliche Versuche angestellt und zwar mit Stämmchen von *Mnium rugicum, Mnium hornum* und *Dicranum scoparium.* Von diesen Formen zeigt *Mnium rugicum* die beste Ausbildung von Filzrhizoiden. Wurden die Pflänzchen horizontal gelegt, so kamen in gleicher Weise auf der nach oben wie der nach unten gekehrten Seite Rhizoiden zum Vorschein, ebenso wie an senkrecht gestellten Stämmchen. Ein Einfluß der Schwerkraft ließ sich also auch hier nicht erkennen. — Auch die aus den Blättern hervorkommenden Rhizoiden bleiben kurz und haben das Aussehen von Filzrhizoiden, wenn sie sich auch nicht so dicht wie am Stamm entwickeln. Bei *Mnium rugicum* ließ sich beobachten, daß die Rhizoiden stets aus der physikalisch unteren Seite des Blattes entstanden, wobei es gleichgültig blieb, ob dies die morphologische Ober- oder Unterseite des Blattes war. Diese mit einer von Correns gemachten Mitteilung, daß die Rhizoiden nach der morphologisch unteren Seite des Blattes auswachsen, in Widerspruch stehende Beobachtung spricht allerdings in diesem speziellen Falle für eine barymorphe Entstehung.

---

[1]) Vergl. bezügl. dieser Bezeichnung: Pfeffer, Bd. II. pag. 598.

IV. Kapitel.

Anatomische Beobachtungen.

Oben war bereits auf die Gesichtspunkte der Einteilung des Protonemas nach Correns hingewiesen, nach denen Chloronema und Rhizoiden als extreme Fälle ein und derselben Vegetationsform aufzufassen sind. Diese Fragen sind hier nicht weiter zu erörtern; es handelt sich für uns vielmehr nur darum, festzustellen, ob ein ähnlich funktionierender Statolithenapparat, wie er sich bei Wurzeln findet, auch hier zu konstatieren ist. Němec (23) hat bereits darauf hingewiesen, daß in den Laubmoosrhizoiden Stärke vorkommt, die bei einer untersuchten Form, bei *Bryum argenteum*, umlagerungsfähig ist, bei vielen anderen Moosen dagegen nicht.

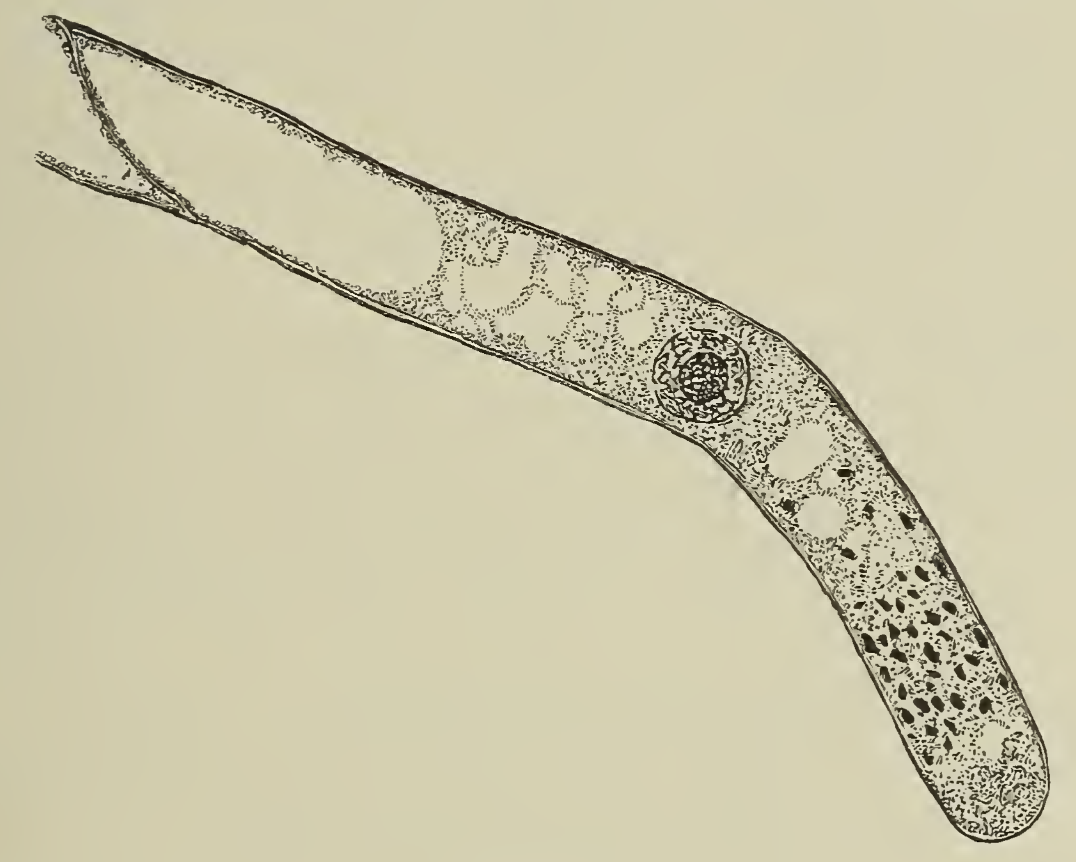


Fig. 12.

Diese Stärkekörner könnten als Statolithen fungieren. Die Befunde von Němec kann ich bestätigen. — Die beigegebene Zeichnung (Fig. 12) stellt die vorderste Zelle eines Hauptrhizoides von *Bryum capillare* mit ihrem Statolithenapparat dar. Wenn auch die Stärke, die sich hier im vorderen Teil der Spitzenzelle befindet und der Plasmahaut vielfach anliegt, nicht umlagerungsfähig ist, so kann sie doch einen Druck gegen die Plasmahaut ausüben und so zur Perzeption des Schwerkraftreizes führen. Dieselbe Stärkeansammlung an der Spitze beobachtete ich auch bei den anderen untersuchten Laubmoosen. Der Zellkern liegt hier hinter der Stärke führenden Zone. Auch in den weiter rückwärts befindlichen Zellen kommt häufig Stärke in Leuko- oder Chloroplasten vor. Doch nimmt sie hier keine bestimmte Lage ein, sondern ist rings um die Zelle im Plasmaschlauch gleichmäßig verteilt.

Auch hinter der Spitze der im Dunkeln nach aufwärts gewachsenen Rhizoiden findet sich Stärke vor. Bemerkt werden

muß noch, daß in den ageotropischen Nebenrhizoiden und Filzrhizoiden keine Stärke hinter der Spitze zu finden ist, während sie in geotropischen Hauptrhizoiden der untersuchten Arten wie erwähnt stets auftritt.

Zusammenfassung.

In Folgendem mögen die wichtigsten Ergebnisse meiner Versuche noch einmal kurz zusammengestellt sein.

1. Die Rhizoiden der Brutknospen von *Marchantia polymorpha* und *Lunularia cruciata* sind entgegen der von Weinert vertretenen Ansicht geotropisch. Sie krümmen sich im Laufe des Wachstums meist unter Bildung von Knien nach abwärts und erreichen schließlich eine mehr oder minder ausgesprochene positiv geotropische Gleichgewichtslage.
2. Die Rhizoiden der Thallome von *Marchantia polymorpha, Lunularia cruciata* und *Fegatella conica* sind gleichfalls positiv geotropisch, aber schwächer als die Brutknospenrhizoiden.
3. Die Perzeption des Schwerkraftreizes findet in den untersuchten Lebermoosrhizoiden nicht unter Mitwirkung von Statolithenstärke statt.
4. Die Rhizoiden der Farnprothallien sind ageotropisch.
5. Die Hauptrhizoiden der Laubmoose (im Speziellen: *Bryum capillare, Bryum argenteum* und *Leptobryum pyriforme*) sind im Lichte positiv geotropisch; die Filzrhizoiden und Seitenrhizoiden sind ageotropisch.
6. Bei Verdunkelung von ursprünglich im Lichte gewachsenen Rhizoiden erfolgt eine Umstimmung, indem anstelle des positiven negativer Geotropismus tritt
7. In den Spitzen der Hauptrhizoiden der untersuchten Laubmoose findet sich Statolithenstärke.

Benutzte Literatur.

A. Arbeiten, betreffend Rhizoiden von Lebermoosen.

1. Benecke, Über die Keimung der Brutknospen von *Lunularia cruciata* (Bot. Zeitg. 1903. p. 19 ff.)
2. Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898. p. 175 f.)
3. Dachnowski, Zur Kenntnis der Entwicklungsphysiologie von *Marchantia polymorpha*. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907. p. 254 ff.)
4. Frank, Einfluß des Lichtes auf die Differenzierung der Ober- und Unterseite bilateraler Gebilde. (Bot. Zeitg. 1872. p, 765.)
5. Haberlandt, Über das Längenwachstum und den Geotropismus der Rhizoiden von *Marchantia* und *Lunularia*. (Österr. bot. Zeitschr. 1889. No. 3.)

6. Kamerling, Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. (Flora. 1897. Erg.-Bd. p. 1 ff.)
7. Molisch, Untersuchungen über den Hydrotropismus. (Sitzb. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Abt. I. Bd. 88. 1883. Juliheft.)
8. Pfeffer, Studien über Symmetrie und specifische Wachstumsursachen. (Arb. d. Bot. Inst. Würzburg. I. 1874. p. 75 ff.)
9. —, Zur Kenntnis der Contactreize. (Unters. a. d. Bot. Inst. Tübingen. I. 1885. p. 483 ff.)
10. —, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. II. 1904.
11. Sachs, Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. (Arb. d. Bot. Inst. Würzburg. II. 1882. p. 226 ff.)
12. Schwarz, Die Wurzelhaare der Pflanzen. (Unters. a. d. Bot. Inst. Tübingen. I. p. 135 ff.)
13. Stameroff, Zur Frage über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Pflanzen. (Flora. 1897. p. 135 ff.)
14. Weinert, Untersuchungen über Wachstum und tropistische Bewegungserscheinungen der Rhizioden thallöser Lebermoose. (Bot. Zeitg. 1909. p. 201 ff.)
15. Zimmermann, Über die Einwirkung des Lichtes auf den Marchantiathallus. (Arb. d. Bot. Inst. Würzburg. II. 1882. p. 665 ff.)

B. Arbeiten, betreffend Rhizoiden der Farnprothallien.

16. Leitgeb, Über Bilateralität der Prothallien. (Flora. 1877. p. 174.)
17. —, Studien über Entwicklung der Farne. (Sitzb. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. 80. Abt. I. 1879. Juliheft.)
18. —, Über Bilateralität der Prothallien. (Flora. 1879. p. 317.)
19. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. II. 1904.

C. Arbeiten, betreffend Rhizoiden der Laubmoose.

20. Correns, Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose. Jena 1899.
21. Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. (Bot. Jahrb. XXXII. 1898. p. 265 ff.)
22. Haberlandt. Beiträge zur Anatomie u. Physiologie der Laubmoose. (Jahrb. f. Wiss. Bot. XVI. p. 359 ff.)
23. Němec, Einiges über den Geotropismus der Wurzeln. (Beih. z. Botan. Centralbl. XVII. 1904. p. 59 ff.)
24. —, Die Symmetrieverhältnisse und Wachstumsrichtungen einiger Laubmoose. (Jahrb. f. Wiss. Bot. XLIII. 1906. p. 501 ff.)
25. Paul, Beiträge zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. (Bot. Jahrb. XXXII. 1903. p. 231 ff.)

Kritische Studie über die Verwertbarkeit der Wurzelhaubentypen für die Entwicklungsgeschichte.

Von

Günther H. Kroll, Berlin.

Um den Wert der Wurzelhaubentypen für die Entwicklungsgeschichte prüfen zu können, ist es notwendig, einen kurzen Blick auf die auf diesem Gebiet vorliegenden Arbeiten zu werfen.

Hanstein[1]) war der erste, der die Entwickelung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen eingehend untersuchte. Ihm folgte Reinke[2]), der die von Hanstein gefundenen Resultate im wesentlichen bestätigte.

Umfassender, was das untersuchte Material anlangt, war die Arbeit Erikssons[3]), dessen Resultate bereits bedeutende Modifikationen der von Hanstein und Reinke gefundenen aufweisen. Dasselbe gilt von den Abhandlungen E. de Jankzewskis[4]) und Ch. Flahaults[5]), wohl die bedeutendsten neben Hanstein und Eriksson, die auf diesem Gebiet verfaßt worden sind.

Nur über Monokotyledonen schrieb M. Traub[6]) eine ausführliche und schöne Abhandlung.

---

[1]) Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen. (Botan. Abh. a. d. Geb. d. Morphol. . . . Hrsg. v. Hanstein. Bd. I. 1870. H. 1.)

[2]) Untersuchungen über Wachstumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamenwurzeln. (Bot. Abh. a. d. Geb. d. Morphol.... Hrsg. v. Hanstein. Bd. I. 1871. H. 3.) — Über die Morphologie der Vegetationsorgane von *Gunnera*. (Morphol. Abh. 1873.)

[3]) Über den Vegetationspunkt der Dikotylenwurzeln. (Bot. Zeitung. 1876. No. 41.) — Über das Urmeristem der Dikotylenwurzeln. (Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XI. 1878.)

[4]) Das Spitzenwachstum der Phanerogamenwurzeln. (Bot. Zeitung. 1874. No. 8.) — Recherches sur le développement des radicelles dans les Phanérogames. (Ann. d. scienc. nat. Botan. Sér. V. T. XX. 1874.) — Recherches sur l'acroissement terminal des racines dans les Phanérogames. (Ann. d. scienc. natur. Botan. Sér. V. T. XX. 1874.)

[5]) Recherches sur l'acroissement terminal de la racine chez les Phanérogames. (Ann. d. scienc. natur. Botan. Sér. VI. T. VI. 1878.)

[6]) Le meristème primitiv de la racine dans les Monocotylédones. Leiden 1876.

Strasburger[1]) verfaßte die bedeutendste Arbeit über Gymnospermen, während Nägeli und Leitgeb[2]) eine umfassende Abhandlung über Kryptogamen lieferten.

Von weiteren Arbeiten gehören hierher: Reinke[3]), S. Schwendener[4]), H. G. Holle[5]), Prantl[6]), F. Hegelmaier[7]), L. Koch[8]), E. Fleischer[9]), O. Drude[10]), Haberlandt[11]), Bruchmann[12]), Russow[13]).

Es mag an dieser Stelle die Aufzählung der vorliegenden Abhandlungen genügen, da ich im weiteren Verlauf meiner Arbeit auf den Inhalt der einzelnen Werke näher eingehen werde, soweit er für mein Thema in Frage kommt.

Im folgenden gebe ich zunächst eine Tabelle, in der ich die Ansichten der verschiedenen Autoren in den für uns wesentlichen Punkten, das heißt hinsichtlich der Beziehungen zwischen Plerom, Periblem, Dermatogen (Epidermis) und Wurzelhaube, soweit sie sich decken, zusammenstelle. Ich nehme jedoch die Kryptogamen von dieser Zusammenstellung aus, weil hier die Ansichten zu weit auseinandergehen, als daß man sie in das Schema einer tabellarischen Übersicht bringen könnte.

Tabelle.

Gymnospermae.

Reinke: Ein Plerom ist vorhanden mit besonderen Initialen. Die Zellen des Periblems nehmen nach der Spitze hin an Zahl zu. Die Spitze des Periblems wirkt also wie eine Wurzelhaube. Die äußerste Periblemschicht dient als Epidermis.

---

[1]) Die Koniferen und die Gnetaceen. Eine morphologische Studie. Jena 1872.

[2]) Entstehung und Wachstum der Wurzeln. (Beitr. z. wiss. Botan. Leipzig 1868. H. 4.)

[3]) Andeutungen über den Bau der Wurzel von *Pinus pinea*. (Bot. Zeitung. 1872. No. 4.) — Beiträge zur Kenntnis der Gymnospermenwurzel. (Bot. Abh. Leipzig 1873.)

[4]) Über das Scheitelwachstum der Phanerogamenwurzeln. (Sitzungsber. d. kgl. Akad. d. Wiss. Berlin. 1882.)

[5]) Über den Vegetationspunkt der Angiospermenwurzeln. (Bot. Zeitung. 1876. No. 16 u. 17.)

[6]) Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes der Angiospermenwurzeln. Würzburg 1871.

[7]) Zur Entwicklungsgeschichte monokotyledoner Keime nebst Bemerkungen über die Bildung der Samendeckel. (Bot. Zeitung. 1874. No. 39. 44.)

[8]) Untersuchungen über die Entwicklung der *Cuscuteae*. (Bot. Abh. Bd. II. H. 3. 1874.)

[9]) Beiträge zur Embryologie der Monokotylen und Dikotylen. (Flora. 1874. No. 24—28.)

[10]) Die Biologie von *Monotropa hypopitys* L. und *Neottia nidus avis* L. unter vergleichender Hinzuziehung anderer Orchideen. Göttingen 1873.

[11]) Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig.

[12]) Die Wurzeln von *Lycopodium* und *Isoëtes*. (Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. VIII. 1874.)

[13]) Vergleichende Untersuchungen über Leitbündelkryptogamen. (Mém. de l'acad. impér. d. scienc. de St. Pétersbourg. Sér. VII. T. XIX.)

Derselben Ansicht sind:
Schwendener (Typus IIIa und IIIb).
Flahault.
Eriksson (Typus IV).
Jankzewski (Typus V).
Holle.
Haberlandt (Typus IV).
Strasburger.

Bemerkenswert ist unter den von Strasburger aufgeführten Beispielen *Taxus baccata*. Hier findet sich nach des Autors Beobachtungen folgendes:

Unter der Wurzelhaube befindet sich, während diese in allmählicher Auflösung begriffen ist, bereits eine neue in Vorbereitung, deren Zellreihen sich nach gänzlicher Abstoßung der ersten strecken und eine neue Wurzelhaube darstellen. Die äußerste Zellreihe dieser neuen Wurzelhaube dient als Pseudo-Epidermis.

Hierin erblickt Strasburger einen ähnlichen Vorgang, wie er bei den Dikotylen stattfindet, nur daß bei den Dikotylen nicht eine ganze Kappe neu gebildet und die alte abgestoßen wird, sondern daß hier nur immer eine Regeneration durch tangentiale Aufspaltung der die Wurzelhaube ergänzenden dermatogenen Schicht eintritt.

Strasburger sieht in dem geschilderten Verhalten von *Taxus baccata* einen Übergang zu den Metaspermen, und dies um so mehr, als sich der Gymnospermentypus ja in mehreren Familien der Dikotylen wiederfindet, z. B. bei den Lupinusarten, nach Strasburger auch bei den Amentaceen, Protaceen und Casuarinaceen.

An dieser Stelle will ich ferner darauf hinweisen, daß Schwendener im Gegensatz zu sämtlichen anderen Beobachtern annimmt, Plerom und Periblem besäßen gemeinsame Initialen, nicht, wie gewöhnlich angenommen wird, gesonderte. In wieweit Schwendener mit seiner Ansicht Recht behalten wird, wage ich nicht zu entscheiden, doch scheint mir aus den mir vorliegenden Zeichnungen hervorzugehen, daß das Plerom ein abgeschlossener Gewebekörper mit eigenen Initialen ist.

Dicotyledones:

I. Hanstein: Es finden sich in der Wurzelspitze folgende Gewebe: Plerom, Periblem, Dermatogen, Wurzelhaube. Die Wurzelhaube besitzt kein eigenes Bildungsgewebe, sie entsteht durch tangentiale Aufspaltung des Dermatogens, von dem sie auch ergänzt wird.

Diese Ansicht teilen:

Holle
Reinke } (Für alle Dikotylen.)

Eriksson (für die seinem I. Typus entsprechenden Dikotylen. Auch die Zwischenformen zwischen Erikssons I. und II. Typus reihe ich der Einfachheit halber hier ein).

Schwendener (für die seinem I. Typus entsprechenden Dikotylen).
Haberlandt (für die seinem II. Typus entsprechenden Dikotylen).
Jankzewski (für die seinem III. Typus entsprechenden Dikotylen).
Flahault (für die Erikssons I. Typus entsprechenden Dikotylen).

II. Eriksson: In der Wurzelspitze finden sich folgende Histogene: Plerom, gemeinsames Meristem für Periblem, Dermatogen, Wurzelhaube.

Hierher gehören:

Eriksson (Typus II, wozu ich auch die Zwischenformen zwischen Erikssons II. und III. Typus rechne).
Haberlandt (Typus III).
Schwendener (Typus IIIa).
Flahault (für die Erikssons II. Typus entsprechenden Pflanzen).

III. Eriksson (Typus III): In der Wurzelspitze findet sich nur ein Histogen für alle primären Gewebe.

Diese Ansicht teilen:

Schwendener (Typus II).
Haberlandt (Typus V).
Flahault (für die Dikotylen, die Erikssons III. Typus entsprechen).
Jankzewski (Typus IV). [Jankzewski bezeichnet dieses allen primären Geweben gemeinsame Meristem als „transversales Urmeristem".]

IV. Eriksson (Typus IV): Es finden sich in der Wurzelspitze folgende Gewebe: Plerom, Periblem, Epidermis. Das Periblem bildet durch Vermehrung der Spitzenlagen die Wurzelhaube. [Dieser Typus entspricht dem Gymnospermentypus.]

Derselben Ansicht sind:

Haberlandt (Typus IV).
Schwendener (Typus IIIb).
Strasburger (für *Amentaceae, Proteaceae, Casuarinaceae*).
Flahault (für die Dikotylen, die Erikssons IV. Typus entsprechen).

Monocotyledones:

I. Jankzewski (Typus I): In der Wurzelspitze finden sich folgende Meristeme: Plerom, Periblem, Epidermis, Wurzelhaube, die von einer der Epidermis aufliegenden kalyptrogenen Schicht regeneriert wird.

Hierher gehören:

Traub (Typus I).
Flahault (eine Monokotyle).

II. Hanstein: In der Wurzelspitze sind folgende Meristeme: Plerom, Periblem, Dermatogen, Wurzelhaube, die von einem Kalyptrogen ergänzt wird, das genetisch vom Dermatogen abstammt.

Hierher gehören:

Haberlandt (Typus I).
Hegelmaier (für die von ihm untersuchten Monokotylen).
Fleischer (für einige der von ihm untersuchten Monokotylen).
Jankzewski (Typus II).
Traub (Typus II).
Flahault (für die dem Typus II Traubs entsprechenden Monokotylen).
Holle.

III. Reinke: In der Wurzelspitze finden sich folgende Meristeme: Plerom, Periblem, Dermatogen, Wurzelhaube, die durch tangentiale Teilungen des Dermatogens gebildet wird.

Dem entsprechen:

Fleischer (für einige der von ihm untersuchten Monokotylen).
Jankzewski (für eine Monokotyle).

IV. Traub (Typus III). In der Wurzelspitze sind folgende Meristeme vorhanden: Plerom und „une groupe d'initiales communes" für die übrigen Gewebe (Periblem, Epidermis, Wurzelhaube).

Hierher rechne ich auch die Zwischenformen zwischen Traubs II. und III. Typus.)

Gleicher Ansicht sind:

Schwendener (Typus V).
Flahault (für einige *Iridaceae*).

Ehe ich mich dem eigentlichen Thema meiner Arbeit widme, halte ich es für notwendig, eine Zusammenstellung der Pflanzen zu geben, deren Wurzelspitzen bisher inbezug auf das in ihnen sich zeigende Verhältnis zwischen den Meristemen untersucht worden sind. Natürlich wird es mir nicht möglich sein, alle Pflanzen aufzuführen, da sich wohl in zahlreichen Werken gelegentlich derartige Untersuchungen zerstreut finden werden, die mir aber nicht bekannt geworden sind.

Immerhin hoffe ich, genügendes Material zu besitzen, um die vorliegende Frage mit einiger Sicherheit entscheiden zu können.

Was das Technische der Anordnung betrifft, so benutze ich die obige Tabelle in der dort gegebenen Reihenfolge der Typen. Vor den *Gymnospermae* füge ich die in der Tabelle nicht berücksichtigten Kryptogamen ein; sie werden hier am besten ihren Platz finden. Am Ende der Zusammenstellung füge ich einige Pflanzen an, die wegen ihrer Ausnahmestellung in der Tabelle sowohl als auch in der Liste nicht aufgeführt werden können.

Die eingeklammerten Buchstaben hinter den Pflanzennamen geben die Autoren, die die betreffende Pflanze in den Kreis ihrer Betrachtungen gezogen haben, an.

Die Abkürzungen sind folgende:

Hanstein	Han.	Koch	K.
Reinke	Re.	Drude	D.
Eriksson	E.	Flahault	Ft.
Schwendener	Sch.	E. de Jankzewski	J.
Strasburger	St.	Traub	T.
Holle	Ho.	Haberlandt	Hab.
Nägeli und Leitgeb	N. u. L.	Bruchmann	B.
Hegelmaier	He.	Prantl	P.
Fleischer	Fr.	Russow	Ru.

Ein † vor dem Familiennamen zeigt an, daß die betreffende Familie ganz (nur selten mit einer oder zwei Ausnahmen) der

Gruppe, unter der sie eingereiht ist, von allen Autoren zugerechnet wird.

Es wird sich später also darum handeln, die Familie zu betrachten, deren Arten und Gattungen die einen Autoren diesem Typus, die andern einem anderen zurechnen; es wird sich ferner darum handeln, zu untersuchen, welchem Typus die betreffende Familie mit größter Wahrscheinlichkeit zugehört, um daraus dann für unsere Frage geeignete Schlüsse zu ziehen.

Warum ich bei meiner systematischen Zusammenstellung die Reihenfolge Dikotylen — Monokotylen wähle, wird unten erklärt werden.

Systematische Übersicht.

Cryptogamae.

I. † *Polypodiaceae.*

N. u. L.: Es ist eine dreiseitige Scheitelzelle vorhanden, die durch tangentiale Teilungen, parallel der konvexen Außenfläche, die Wurzelhaubenkappen abschneidet.

1. *Pteris aquilina* (N. u. L.).
2. *Polypodium vulgare* (N. u. L.).

II. † *Marsiliaceae.*

Wie *Polypodiaceae.*

3. *Marsilia* (N. u. L., Ru.).

III. † *Marattiaceae.*

Ru.: Mehrere Scheitelzellen, sonst wie *Polypodiaceae.*

4. *Marattia* (Ru.).
5. *Angiopteris* (Ru.).

IV. † *Ophioglossaceae.*

Ru.: Eine oder mehrere Scheitelzellen. Sonst wie *Polypodiaceae.*

6. *Botrychium lunaria* (Ru.).
7. *Ophioglossum vulgatum* (Ru.).

V. † *Equisetaceae.*

N. u. L.: Es ist eine dreiseitige Scheitelzelle vorhanden, die eine Kappenmutterzelle abscheidet, welche wie ein Kalyptrogen wirkt. Ferner sind folgende Gewebe vorhanden: Plerom, Periblem, Epidermis.

8. *Equisetum hiemale* (N. u. L.).

VI. *Lycopodiaceae.*

N. u. L.: Wahrscheinlich ist eine vierseitige Scheitelzelle vorhanden.

T., St., B.: Es sind folgende Gewebe vorhanden: Plerom, Periblem, Dermatogen, Kalyptrogen mit Wurzelhaube (wie bei *Pistia*).

9. *Lycopodium hippuris* (T.).
10. *L. selago* (St., B.).
11. *L. inundatum* (B.).
12. *L. clavatum* (B.).
13. *L. annotinum* (B.).
14. *L. chamaecyparissus* (B.).

VII. *Selaginellaceae.*

N. u. L.: Wahrscheinlich ist eine zweischneidige Scheitelzelle vorhanden.

Ru.: Wahrscheinlich sind mehrere Scheitelzellen vorhanden.

15. *Selaginella kraussiana* (N. u. L.).
16. *S. martensii* (N. u. L.).
17. *S. laevigata* (N. u. L.).
18. *S. cuspidata* (N. u. L.).

VIII. *Isoëtaceae.*

N. u. L.: Wahrscheinlich ist eine zweischneidige Scheitelzelle vorhanden, aus der durch tangentiale Teilungen die Wurzelhaube hervorgeht.

B.: Es sind folgende Gewebe vorhanden: Plerom, Periblem, Dermato-Kalyptrogen.

19. *Isoëtes lacustris* (N. u. L., B.).

Gymnospermae.

Plerom vorhanden. Die Zellen des Periblems nehmen an der Spitze zu. Die Spitze des Periblems dient als Wurzelhaube. Die äußerste Periblemschicht stellt die Epidermis dar.

IX. † *Cycadaceae.*

20. *Cycas circinalis* (Re.).
21. *C. revoluta* (Re., St.).
22. *Dioon edule* (Re.).
23. *Encephalartos horrida* (Re.).
24. *Ceratozamia longifolia* (Re.).
25. *Zamia integrifolia* (Re., St.).

X. † *Gingkoaceae.*

26. *Gingko biloba* (St.).

XI. † *Taxaceae.*

27. *Taxus baccata* (Re., St.).
28. *Podocarpus* (St.).
29. *Phyllocladus* (St.).
30. *Torreya nucifera* (St.).

XII. † *Pinaceae.*

31. *Pinus pinea* (Re., Ft.).
32. *P. pinaster* (J.).
33. *P. strobus* (J.).
34. *P. halepensis* (Ft.).
35. *Araucaria* (St.).
36. *Sequoia sempervirens* (St.).
37. *Thuja occidentalis* (Re., St., J.).
38. *Abies balsamea* (J.).
39. *Cupressus sempervirens* (Ft.).
40. *Biota orientalis* (Ft.).
41. *Cedrus atlantica* (Ft.).

XIII. † *Gnetaceae.*

42. *Ephedra altissima* (Ft.).
43. *E. polystachia* (Re.).
44. *E. distachya* (Ft.).

Dikotyledones.

I. Es finden sich in der Wurzelspitze folgende Gewebe: Plerom, Periblem, Dermatogen, Wurzelhaube. Die Wurzelhaube besitzt kein eigenes Bildungsgewebe, sie entsteht durch tangentiale Aufspaltung des Dermatogens, von dem sie auch ergänzt wird.

XIV. *Casuarinaceae.*

45. *Casuarina stricta* (J.).
46. *C. equisetifolia* (Ft.).

XV. † *Piperaceae.*	47. *Piper blandum* (E.).
XVI. † *Salicaceae.*	48. *Salix alba* (J.). 49. *S. fragilis* (J.).
XVII. *Betulaceae.*	50. *Betula* (St.).
XVIII. *Fagaceae.*	51. *Quercus* (St.).
XIX. *Moraceae.*	52. *Cannabis sativa* (Ft.).
XX. † *Urticaceae.*	53. *Urtica pilulifera* (Ft.).
XXI. † *Santalaceae.*	54. *Thesium humifusum* (Ft.). 55. *Osyris alba* (Ft.).
XXII. † *Polygonaceae.*	56. *Rumex patientia* (Ft.). 57. *Fagopyrum esculentum* (J.). 58. *Polygonum amphibium* (E.). 59. *P. aquaticum* (E.).
XXIII. † *Chenopodiaceae.*	60. *Chenopodium anthelminticum* (Sch.) 61. *Atriplex hortensis* (Ft.). 62. *Spinacia inermis* (Ft.).
XXIV. † *Amarantaceae.*	63. *Amarantus caudatus* (Ft.). 64. *Celosia cristata* (Ft.).
XXV. † *Nyctaginaceae.*	65. *Oxybaphus viscosus* (Ft.). 66. *Bugainvillea spectabilis* (Ft.). 67. *Mirabilis jalapa* (Ft.). 68. *M. wightiana* (Ft.). 69. *M. longiflora* (Ft.).
XXVI. † *Phytolaccaceae.*	70. *Phytolacca kaempferi* (Ft.). 71. *Ph. dioica* (E.).
XXVII. † *Aizoaceae.*	72. *Mesembrianthemum cordifolium* (Ft.)
XXVIII. † *Basellaceae.*	73. *Basella rubra* (Ft.).
XXIX. † *Caryophyllaceae.*	74. *Saponaria officinalis* (Ft.) 75. *Agrostemma githago* (Ft.). 76. *Vaccaria oxyodonta* (Ft.). 77. *Stellaria holostea* (Ft.). 78. *St. media* (Re.). 79. *Scleranthus annuus* (Ft.). 80. *Ortegia hispanica* (Ft.). 81. *Cerastium triviale* (Re.).
XXX. *Papaveraceae.*	82. *Papaver somniferum* (Ft.). 83. *P. argemone* (Ft.). 84. *Macleya cordata* (Ft.). 85. *Roemeria refracta* (Han.).
XXXI. † *Capparidaceae.*	86. *Capparis spinosa* (Ft.).

XXXII. † *Cruciferae.*	87. *Brassica oleracea* (Sch.).
	88. *Sinapis* (Sch., Hab.).
	89. *Lepidium* (Sch.).
	90. *Capsella bursa pastoris* (Han.).
	91. *Raphanus sativus* (E., J., Re., Ft.).
	92. *Crambe maritima* (Ft.).
	93. *Eruca sativa* (Ft.).
	94. *Anastatica hierochontia* (Ft.).
XXXIII. † *Resedaceae.*	95. *Reseda odorata* (Ft.).
XXXIV. † *Crassulaceae.*	96. *Umbilicus horizontalis* (Ft.).
XXXV. † *Saxifragaceae.*	97. *Philadelphus floribundus* (Ft.).
	98. *Ph. tomentosus* (Ft.).
	99. *Escallonia macrantha* (E.).
XXXVI. *Rosaceae.*	100. *Geum urbanum* (Han.).
	101. *Rubus discolor* (Ft.).
	102. *Fragaria vesca* (Ft.).
	103. *Gillenia trifoliata* (Ft.).
	104. *Rhodotypus kerrioides* (Ft.).
	105. *Rosa macrantha* (Ft.).
	106. *Malus cerasifera* (Ft.).
	107. *Crataegus azarolus* (Ft.).
	108. *Pirus sinaïca* (Ft.).
	109. *Eriobotrya japonica* (Ft.).
	110. *Amygdalus amara* (Ft.).
	111. *Emplectocladus fasciculata* (Ft.).
	112. *Prunus brigantiaca* (Ft.).
	113. *Armeniaca vulgaris* (Ft.).
XXXVII. *Leguminosae.*	114. *Cassia sophora* (Ho.).
XXXVIII. † *Geraniaceae.*	115. *Geranium molle* (Ft.).
	116. *G. macrorrhizum* (Ft.).
	117. *Pelargonium graveolens* (Ft.).
XXXIX. † *Oxalidaceae.*	118. *Oxalis stricta* (Ft.).
	119. *O. valdiviensis* (Fr.).
XXXX. † *Linaceae.*	120. *Linum usitatissimum* (E., J.).
	121. *L. grandiflorum* (Ft.).
XXXXI. *Rutaceae.*	122. *Ruta graveolens* (Ft.).
	123. *Dictamnus fraxinella* (Ft.).
XXXXII. † *Polygalaceae.*	124. *Polygala speciosa* (Ft.).
XXXXIII. † *Limnanthaceae.*	125. *Limnanthus douglasii* (Ft.).
XXXXIV. *Anacardiaceae.*	126. *Schinus molle* (Ft.).
	127. *Duvaua dependens* (Ft.).
XXXXV. † *Balsaminaceae.*	128. *Impatiens balsamina* (Re., Ft.).
	129. *I. glandulifera* (Re.).
	130. *I. parviflora* (Re.).

XXXXVI. *Malvaceae.*	131. *Abutilon tiliaefolium* (Ft.). 132. *A. insigne* (E.). 133. *A. molle* (E.). 134. *Pavonia hastata* (Ft.). 135. *P. weldeni* (E.). 136. *P. spinifex* (E.). 137. *Lavatera trimestris* (Ft.). 138. *Sida carpinifolia* (Ft.). 139. *Hibiscus liliiflorus* (E.).
XXXXVII. † *Guttiferae.*	140. *Hypericum gebleri* (Ft.).
XXXXVIII. † *Cistaceae.*	141. *Cistus incanus* (Ft.). 142. *Helianthemum lasiocarpum* (Ft.).
XXXXIX. † *Violaceae.*	143. *Viola floribunda* (Ft.). 144. *V. odorata* (Ft.). 145. *V. altaïca* (Han.).
L. † *Passifloraceae.*	146. *Passiflora coerulea* (Ft.).
LI. † *Loasaceae.*	147. *Mentzelia ornata* (Ft.). 148. *Bartonia aurea* (Ft.)
LII. † *Begoniaceae.*	149. *Begonia semperflorens* (Ft.). 150. *B. nelumbifolia* (E.). 151. *B. ricinifolia* (E.). 152. *B. glacialis* (E.).
LIII. † *Cactaceae.*	153. *Opuntia echinocarpa* (Ft.). 154. *O. stricta* (E.).
LIV. † *Lythraceae.*	155. *Cuphea viscosissima* (Ft.).
LV. † *Punicaceae.*	156. *Punica granatum* (Ft.)
LVI. † *Oenotheraceae.*	157. *Epilobium hirsutum* (E., Ho.). 158. *Oenothera biennis* (Ft.). 159. *O. nocturna* (Han.). 160. *Trapa natans* (Re.: Nebenwurzel. K. Ft.: Hauptwurzel keine Differenzierung.)
LVII. *Halorrhagidaceae.*	161. *Hippuris vulgaris* (Ft.). 162. *Myriophyllum spicatum* (J.). 163. *Gunnera chilensis* (Re. [E. III. Typus]). 164. *G. perpensum* (Re. [E. III. Typus]). 165. *G. monoica* (Re.). 166. *G. magellanica* (Re.).
LVIII. *Umbelliferae.*	167. *Berula* (Ho.).
LIX. † *Cornaceae.*	168. *Aucuba japonica* (Ft.). 169. *Cornus mas* (Ft.).
LX. † *Ericaceae.*	170. *Erica cinerea* (Ft.). 171. *Rhododendron ferrugineum* (Ft.).

LXI. † *Myrsinaceae.*
172. *Ardisia crispa* (Ft.).
173. *A. crenulata* (Ft.).

LXII. † *Primulaceae.*
174. *Anagallis arvensis* (Ft.).
175. *Lysimchia dubia* (Ft.).
176. *L. nummularia* (Re.).
177. *Primula veris* (Ft. [E. III. Typus. Nach v. Kamienski (Zur vergl. Anatomie der Primeln. Straßburg 1875) gehört *Primula sinensis* dem III. Typus Jankzewskis an.])
178. *Cyclamen* (Sch., Hab.).

LXIII. † *Oleaceae.*
179. *Ligustrum vulgare* (Ft.).
180. *Jasminum fruticans* (Ft.).
181. *Fraxinus excelsior* (Ft.).

LXIV. † *Gentianaceae.*
182. *Menyanthes trifoliata* (E., Ft.).
183. *Villarsia nymphaeoïdes* (E., Ft.).

LXV. † *Apocynaceae.*
184. *Vinca minor* (Ft.).
185. *Tanghinia venenifera* (Sch.).
186. *Apocynum venetum* (Ft.).
187. *Allamanda neriifolia* (E.).

LXVI. † *Asclepiadaceae.*
188. *Asclepias curassavica* (Ft., E.).
189. *A. cornuti* (Fr.).
190. *Stephanotis floribunda* (E.).
191. *Hoya carnosa* (E.).
192. *Dischidia bengalensis* (Re.).

LXVII. † *Convolvulaceae.*
193. *Ipomoea mutabilis* (Ho.).
194. *I. purpurea* (Ft.).
195. *Convolvulus cueorum* (E.).
196. *C. scammonea* (Ft.).
197. *C. tricolor* (Ft.).

LXVIII. † *Polemoniaceae.*
198. *Phlox paniculata* (Ft.).
199. *Polemonium coeruleum* (Ft.).

LXIX. † *Borraginaceae.*
200. *Cynoglossum officinale* (Ft.).
201. *Auchusa italica* (Ft.).
202. *Symphytum asperrimum* (Ft.).
203. *Paracaryum cappadocicum* (Ft.).

LXX. † *Verbenaceae.*
205. *Duranta ellisia* (E.).
206. *D. plumieri* (E.).

LXXI. † *Labiatae.*
207. *Salvia officinalis* (Ft.).
208. *S. sclarea* (Ft.).
209. *S. grandiflora* (Ft.).
210. *S. pateus* (E.).
211. *Dracocephalum austriacum* (Ft.).
212. *Eremostachys iberica* (Ft.).

213. *Stachys sibirica* (Ft.).
214. *Phlomis cashmeriana* (Ft.).
215. *Mentha aquatica* (E.).
216. *M. rotundifolia* (E.).
217. *Rosmarinus* (Sch.).
218. *Coleus hybridus* (E.).

LXXII. † *Solanaceae.*

219. *Hyoscyamus niger* (Ft.).
220. *Datura stramonium* (Ft.).
221. *Atropa belladonna* (Ft.).
222. *Mandragora vernalis* (Ft.).
223. *Nicotiana tabacum* (Han.).
224. *Solanum glaucophyllum* (Ft.).
225. *S. tuberosum* (E.).

LXXIII. † *Scrophulariaceae.*

226. *Alectorolophus glaber* (Ft.).
227. *Antirrhinum majus* (Ft.).
228. *Scrofularia canina* (Ft.).
229. *Linaria cymbalaria* (Ft.).
230. *Pedicularis silvatica* (Ft.).
231. *Verbascum thapsus* (Ft.).
232. *Veronica beccabunga* (E., Re.).

LXXIV. † *Bignoniaceae.*

233. *Tecoma jasminoides* (Ft.).
234. *Catalpa syringifolia* (Ft.).

LXXV. † *Pedaliaceae.*

235. *Sesanum orientale* (Ft.).

LXXVI. † *Martyniaceae.*

236. *Martynia lutea* (Ft.).

LXXVII. † *Lentibulariaceae.*

237. *Pinguicula vulgaris* (Ft.).

LXXVIII. † *Globulariaceae.*

238. *Globularia vulgaris* (Ft.).

LXXIX. *Acanthaceae.*

239. *Acanthus mollis* (Ft.).
240. *A. spinosus* (Ft.).
241. *Ruellia strepans* (Ft.).

LXXX. † *Plantaginaceae.*

242. *Plantago amplexicaulis* (Ft.).
243. *P. media* (E.).

LXXXI. *Rubiaceae.*

244. *Galinus aparine* (Ft.).
245. *G. macrocarpum* (Ft.).
246. *Rubia tinctorum* (Ft.).

LXXXII. † *Caprifoliaceae.*

247. *Sambucus nigra* (Ft.).
248. *S. racemosa* (Ft.).

LXXXIII. † *Valerianaceae.*

249. *Centranthus macrosiphon* (Ft,).
250. *C. calcitrapa* (Ft.).

LXXXIV. † *Dipsaceae.*

251. *Scabiosa calocephala* (Ft.).
252. *Morina elegans* (E.).
253. *Dipsacus fullonum* (Ft.).
254. *Cephalaria ambrosioides* (Ft.).

LXXXV. † *Campanulaceae.*

255. *Campanula liciniata* (Ft.).
256. *C. pyramidalis* (Ft.).

LXXXVI. † *Compositae.*
257. *Silybium marianum* (Ft.).
258. *Xanthium orientale* (Ft.).
259. *Crupina vulgaris* (Ft.).
260. *Onopordon horridum* (Ft.).
261. *Silphium dissectum* (Ft.).
262. *Centaurea alpina* (Ft.).
263. *Helianthus annuus* (E., J., Fr., Hab., Re., Sch.).

II. In der Wurzelspitze finden sich folgende Meristeme: Plerom und gemeinsame Initialen für Periblem, Dermatogen, Wurzelhaube.

LXXXVII. † *Iuglandaceae.*
264. *Iuglans regia* (Sch., Hab., Ho., Ft.).
265. *Carya porcina* (Ft.).

LXXXVIII. *Proteaceae.*
266. *Grevillea robusta* (E.).
267. *Hakea oleifera* (E.).

LXXXIX. † *Pittosporaceae.*
268. *Pittosporum eugenioides* (E.).

(XXXVI.) *Rosaceae.*
269. *Photinia serrulata* (E.).

(XXXVII.) *Leguminosae.*
270. *Cercis siliquastrum* (Sch., Hab. [E. Typus IV]).
271. *Gymnocladus canadensis* (Sch., Hab. [E. Typus III]).

LXXXX: † *Tropaeolaceae.*
272. *Tropaeolum majus* (Ft.).
273. *T. lobbianum* (Ft.).

LXXXXI. † *Rhamnaceae.*
274. *Rhamnus africanus* (Ft.).

LXXXXII. † *Tiliaceae.*
275. *Tilia corallina* (Ft.).

(XXXXVI.) *Malvaceae.*
276. *Hibiscus rosa sinensis* (E.).
277. *H. syriacus* (Ft.).
278. *H. pedunculatus* (E.).
279. *Gossypium herbaceum* (Ft.).
280. *Lavatera pallescens* (E.).
281. *Sida rhombifolia* (E.).

LXXXXIII. † *Sterculiaceae.*
282. *Dombeya mastersii* (E.).
283. *Sterculia trichosiphon* (E.).

LXXXXIV. *Tymelaeaceae.*
284. *Daphne mezereum* (Ft.).

LXXXXV. † *Elaeagnaceae.*
285. *Elaeagnus hortensis* (Ft.).

LXXXXVI. † *Myrtaceae.*
286. *Myrtus communis* (Ft.)
287. *Psidium piriferum* (Ft.).
288. *Eucalyptus globulus* (E.).

LXXXXVII. † *Araliaceae.*
289. *Hedera helix* (Ft. [Re.: III. Typ. Jankzewskis]).
290. *Aralia sieboldtii* (E.).

(LVIII.) *Umbelliferae.*
291. *Ferula communis* (Ft.).
292. *Myrrhis odorata* (Ft.).

	293. *Smyrnium olusatrum* (Ft.).
	294. *Carum carvi* (Ft.).
	295. *Sium angustifolium* (Ft.).
	296. *Selinum decipiens* (E.)
	297. *Levisticum officinale* (E.).
(LXXIX.) *Acanthaceae.*	298. *Myoporum eugenioïdes* (E.).
(LXXXI.) *Rubiaceae.*	299. *Coffea arabica* (E.)

III. Es ist in der Wurzelspitze ein gemeinsames Meristem für Plerom, Periblem, Dermatogen und Wurzelhaube vorhanden. (Transversales Urmeristem.)

LXXXXVIII. † *Myricaceae.*	300. *Myrica faya* (Ft.).
(XVII.) *Betulaceae.*	301. *Corylus avellana* (Ft.)
(XVIII.) *Fagaceae.*	302. *Quercus haas* (Ft.).
	303. *Castanea vesca* (Ft.).
	304. *Fagus silvatica* (Ft., E.).
LXXXXIX. † *Ulmaceae.*	305. *Celtis australis* (Ft.).
(XIX.) *Moraceae.*	306. *Ficus racemosa* (E.).
	307. *F. elastica* (E., Ft.).
	308. *F. carica* (Ft.).
	309. *F. macrophylla* (E.).
	310. *F. pedunculata* (E.).
	311. *Morus alba* (Ft.).
	312. *Humulus lupulus* (Ft.)
C. † *Aristolochiaceae.*	313. *Aristolochia fimbriata* (Ft.).
	314. *A. clematitis* (Ft.).
	315. *Asarum europaeum* (Ft.).
CI. † *Nymphaeaceae.*	316. *Nymphaea alba* (Ft.).
	317. *Victoria regia* (Ft.).
	318. *Nuphar luteum* (Ft.).
CII. † *Ranunculaceae.*	319. *Paeonia officinalis* (Ft.).
	320. *Ficaria ranunculoides* (Ft., E.).
	321. *Aconitum pyrenaïcum* (Ft.).
	322. *Delphinium staphisagria* (Ft.).
	323. *Helleborus foetidus* (Ft.).
	324. *Nigella sativa* (Ft.).
	325. *Garidella nigellastrum* (Ft.).
	326. *Adonis autumnalis* (Ft.).
	327. *Anemone narcissiflora* (Ft.).
	328. *Clematis pitcheri* (Ft.).
	329. *Ranunculus acer* (Ft.).
	330. *R. repens* (Ft., E.).
	331. *Caltha palustris* (E.).
CIII. † *Berberidaceae.*	332. *Mahonia aquifolium* (Ft.).
	333. *Berberis vulgaris* (Ft.).

CIV. † *Magnoliaceae.*	334. *Magnolia macrophylla* (Ft.).
	335. *Drimys winteri* (Ft.).
(XXX.) *Papaveraceae.*	336. *Hypecoum procumbens* (Ft.).
(XXXVII.) *Leguminosae.*	337. *Cytisus racemosus* (Sch.).
	338. *Vicia sativa* (Ho., Sch., E.).
	339. *Tamarindus indica* (E.).
	340. *Vicia faba* (E.).
	341. *V. narbonensis* (E., Ho.).
	342. *Robinia pseudacacia* (E., Ho.).
	343. *Cicer arietinum* (E., J.).
	344. *Lathyrus latifolius* (E.).
	345. *L. odoratus* (E.).
	346. *Cassia glauca* (E.).
	347. *C. grandiflora* (E.).
	348. *Phaseolus multiflorus* (E.).
	349. *Ph. vulgaris* (J.).
	350. *Pisum sativum* (E., J.).
	351. *Amphicarpea monoica* (Ft.).
	352. *Tetragonolobus purpureus* (Ft.).
	353. *Gleditschia ferox* (Ft.).
	354. *Guilandina bondus* (Ft.).
	355. *Dolichos lablab.* (Ft.).
(XXXXI.) *Rutaceae.*	356. *Citrus aurantium* (E., Ft. [Ho.: III. Typus Jankzewskis]).
CV. † *Simarubaceae.*	357. *Ailanthus glutinosa* (Ft.).
	358. *Ptelea trifoliata* (Ft.).
CVI. † *Euphorbiaceae.*	359. *Croton pictum* (Sch.).
	360. *Mercurialis perennis* (E.).
	361. *Ricinus communis* (E., Ft.).
	362. *Stillingia sebifera* (Ft.).
	363. *Euphorbia lathyris* (Ft.).
(XXXXIV.) *Anacardiaceae.*	364. *Pistacia vera* (Ft.).
CVII. † *Celastraceae.*	365. *Evonymus europaeus* (Ft.).
CVIII. † *Staphyleaceae.*	366. *Staphylea pinnata* (Ft.).
CIX. † *Aceraceae.*	367. *Acer pseudoplatanus* (E. [Ft.: II. Typus Erikssons]).
	368. *Acer pseud.* var. *subtomentosum* (E.)
CX. † *Hippocastanaceae.*	369. *Aesculus hippocastanum* (Ft.).
	370. *Pavia intermedia* (Ft.).
CXI. † *Sapindaceae.*	371. *Koelreuteria paniculata* (Ft.).
(LXXXXIV.) *Tymelaeaceae.*	372. *Daphne laureola* (E.).
(LVIII.) *Umbelliferae.*	373. *Foeniculum* (Hab., Sch.).
(LXII.) *Primulaceae.*	374. *Hottonia palustris* (E. wahrscheinlich!).

(LXXI.) *Labiatae.*
375. *Lamium album* (E.).
376. *Ballota ruderalis* (E.).

CXII. † *Cucurbitaceae.*
377. *Cyclanthera pedata* (Ft.).
378. *Thladiantha dubia* (Ft.).
379. *Cucumis vulgaris* (Ft.).
380. *C. sativus* (E.).
381. *Echinocystis fabacea* (Ft.).
382. *Momordia charantia* (Ft.).
383. *Telfairia pedata* (Ft.).
384. *Bryonia cretica* (E.).
385. *Cucurbita maxima* (Ft., J.).
386. *C. melopepo* (J.).
387. *C. pepo* (J.).

IV. In der Wurzelspitze treten folgende Gewebe auf: Plerom, Periblem, Epidermis. Das Periblem bildet die Wurzelhaube durch Vermehrung der Zellreihen an der Spitze.

CXIII. † *Amentaceae.* Allgemein (St.).

(LXXXVIII.) *Proteaceae.* Allgemein (St.).

(XIV.) *Casuarinacae.* Allgemein (St.).

(XXXVII) *Leguminosae.*
388. *Caesalpinia brasiliensis* (Sch.).
389. *C. brevifolia* (Ft.).
390. *Mimosa marginata* (Ft.).
391. *M. pudica* (E.).
392. *M. acanthocarpa* (Ft.).
393. *Acacia catechu* (Ho.).
394. *A. lophantha* (E., Ho.).
395. *A. galiophylla* (Ho.).
396. *Lupinus nanus* (E. Ft.).
397. *L. mutabilis* (E. Ft.).
398. *L. hybridus* (E.).
399. *L. albus* (E. Ft.).
400. *L. grandiflorus* (E.).
401. *L. dunetti* (E.).
402. *L. hirsutus* (Ft.).
403. *L. succulentus* (Ft.).

Monocotyledones.

I. In der Wurzelspitze finden sich folgende Meristeme: Plerom, Periblem, Epidermis, Wurzelhaube, die von einer der Epidermis aufliegenden kalyptrogenen Schicht regeneriert wird.

CXIV. *Hydrocharitaceae.*
404. *Hydrocharis morsus ranae* (St., J., T.).

CXV. *Araceae.*
405. *Pistia stratiotes* (J., Ft. [Re.: III. Typus Jankzewskis]).

II. In der Wurzelspitze finden sich folgende Meristeme: Plerom, Periblem, Dermatogen, Wurzelhaube, die von einem Kalyptrogen ergänzt wird, das genetisch vom Dermatogen abstammt.

CXVI. † *Typhaceae.*
406. *Typha latifolia* (Ho.).
407. *T. angustifolia* (Ft., T.).

CXVII. *Potamogetonaceae.*
408. *Potamogeton natans* (Ft.).

CXVIII. † *Alismataceae.*
409. *Alisma plantago* (Han., J., Ft. [T.: Übergang von Typus II zu Typus III]).
410. *Sagittaria sagittifolia* (J., Ft. (T.: Übergang von Typus II zu Typus III].)

(CXIV.) *Hydrocharitaceae.*
411. *Vallisneria spiralis* (Sch., Ho. [T.: Übergang von Typus II zu Typus III]).
412. *Stratiotes aloides* (J., Ft., T.).

CXIX. † *Gramineae.*
413. *Brachypodium gracile* (T.).
414. *Secale cereale* (Fr., T.).
415. *Triticum repens* (Sch.).
416. *T. vulgare* (He.).
417. *T. sativum* (J.).
418. *T. spelta* (T.).
419. *Phalaris* (Ho.).
420. *Arundinaria* (Ho.).
421. *Hordeum vulgare* (J., T.).
422. *Zea mays* (J., T., Ft., Ho., P. [Re.: III. Typus Jankzewskis]).
423. *Panicum maximum* (T.).
424. *Oryza sativa* (Ft., N. u. L.).
425. *Briza maxima* (T.).
426. *Andropogon cernuus* (Ft.).
427. *Coix lacryma* (Ft.).
428. *Tripsacum dactyloides* (Ft.).
429. *Avena sativa* (Ft.).

CXX. † *Cyperaceae.*
430. *Cyperus papyrus* (T.).
431. *C. alternifolius* (Sch.).
432. *Carex riparia* (T.).
433. *C. arenaria* (T.).
434. *C. depauperata* (Ft.).
435. *C. grayi* (Ft.).

CXXI. *Palmae.*
436. *Sabal adansonii* (Ft.).
437. *Trachycarpus fortunei* (Ft.).
438. *Cocos* (Ft.).
439. *Phoenix dactylifera* (Ft.).

CXXII. *Cyclanthaceae.*
440. *Carludovica* (Ho.).

(CXV.) *Araceae*	441. *Pinellia ternata* (Han.).
	442. *Anthurium* (Ho.).
	443. *Acorus calamus* (Ho., J.).
	444. *Arum vulgare* (Ft.).
	445. *A. dracunculus* (Ft.).
CXXIII. *Bromeliaceae.*	446. *Dyckia rariflora* (Ft.).
CXXIV. † *Commelinaceae.*	447. *Tradescantia sellowii* (Sch.).
	448. *T. discolor* (T.).
	449. *Spironema fragrans* (T.).
	450. *Commelina tuberosa* (Ft.).
CXXV. † *Pontederiaceae.*	451. *Pontederia crassipes* (N. u. L., Ft. [T.: Übergang von Typ. II zu III]).
	452. *P. cordata* (Ft.).
CXXVI. † *Juncaceae.*	453. *Juncus* (Ho., T.).
	454. *Luzula pediformis* (Ft., T.).
CXXVII. *Liliaceae.*	455. *Allium odorum* (J.).
	456. *A. glaucum* (J.).
	457. *Asphodeline* (Han.).
	458. *Ruscus* (Han.).
	459. *Ornithogalum* (Ho.).
	460. *Aspidistra* (Ho.).
	461. *Cordyline vivipara* (Ho.).
	462. *Dracaena draco* (Ft.).
	463. *Asparagus officinalis* (Ft.).
	464. *Hyacinthus orientalis* (Ft.).
	465. *Ophiopogon spicatus* (Ft.).
	466. *Anthericum ramosum* (Sch.).
CXXVIII. † *Haemodoraceae.*	467. *Wachendorfia* (T.).
CXXIX. *Amaryllidaceae.*	468. *Zephyranthes chloroleuca* (Ft.).
	469. *Narcissus pseudonarcissus* (Ft.).
	470. *Sternbergia sicula* (Ft.).
	471. *Agave scolymus* (Ft.).
	472. *Leucojum* (Ho.).
CXXX. *Iridaceae.*	473. *Iris pseudacorus* (Ft. [T.: Übergang von Typ. II zu Typ. III]).
	474. *I. virginiana* (Ft.).
	475. *I. ochroleuca* (Ft.).
	476. *I. foetidissimum* (Ft.).
	477. *I. fragrans* (Ft.).
	478. *Gelazine azurea* (Ft.).
CXXXI. † *Zingiberaceae.*	479. *Globba marantina* (T.).
	480. *Curcuma rubricaulis* (T.).
	481. *Hedychium angustifolium* (T.).
CXXXII. † *Cannaceae.*	482. *Canna indica* (Ft., T. [He.: Wurzelhaube fehlt in ausgebildetem Zustande, sie entspricht der Coleorrhiza der Gramineen]).

	483. *C. glauca* (T.).
	484. *C. sanguinea* (Ft.).
	485. *C. speciosa* (T.).
	486. *Phrynium villosum* (T.).
	487. *Calathea eximia* (T.).
CXXXIII. † *Marantaceae.*	488. *Maranta lietzei* (Sch.).
	489. *M. legrelliana* (Sch.).
	490. *Thalia obliqua* (Ft.).

III. Es sind in der Wurzelspitze folgende Gewebe vorhanden: Plerom, Periblem, Dermatogen, Wurzelhaube. Letztere wird vom Dermatogen ergänzt.

(CXIV.) *Hydrocharitaceae.*	491. *Elodea canadensis* (J. [T.: III. Typus Erikssons]).
(CXXVII.) *Liliaceae.*	492. *Funckia* (Fr.).
	493. *Ornithogalum nutans* (Fr.).
(CXXIX.) *Amaryllidaceae.*	494. *Leucojum aestivum* (Fr.).
(CXXX.) *Iridaceae.*	495. *Iris gueldenstaedtiana* (Fr.).

IV. In der Wurzelspitze finden sich folgende Meristeme: Plerom und „une groupe d'initiales communes" für die übrigen Gewebe.

CXXXIV. † *Pandanaceae.*	496. *Pandanus furcatus* (T.).
CXXXV. † *Sparganiaceae.*	497. *Sparganium ramosum* (T. [Ft. II. Typus Treubs]).
(CXVII.) *Potamogetonaceae.*	498. *Potamogeton crispus* (T.).
CXXXVI. † *Juncaginaceae.*	499. *Triglochin palustre* (T. [Ft.: II. Typus Treubs]).
(CXXXVII.) † *Butomaceae.*	500. *Butomus umbellatus* (T. [Ft.: II. Typus Treubs]).
	501. *Limnocharis humboldtii* (T.).
(CXXI.) *Palmae.*	502. *Phoenix reclinata* (T.).
	503. *Chamaedorea schiedeana* (T.).
	504. *Daemonorops fissus* (T.).
	505. *Geonoma* (T.).
	506. *Livistona olivaeformis* (T.).
	507. *Cocos flexuosa* (T.).
	508. *Ptychosperma kuhlii* (T.).
(CXXII.) *Cyclanthaceae.*	509. *Cyclanthus cristatus* (T.).
(CXV.) *Araceae.*	510. *Calla palustris* (Ft., Sch. [Ho.: II. Typus Jankzewskis]).
	511. *Anthurium grandifolium* (T.).
	512. *Orontium aquaticum* (T.).
	513. *Monstera lennea* (T.).
	514. *Richardia africana* (T.).
	515. *Dieffenbachia lineata* (T.).

516. *Xanthosoma versicolor* (T.).
517. *Caladium bicolor* var. *wightii* (T.).
518. *Philodendron selloum* (T.).

(CXXIII.) *Bromeliaceae.*

519. *Pitcairnia dasylirioïdes* (T.).
520. *Bromelia bracteata* (T.).
521. *Ananas sativus* (T.).

(CXXVII.) *Liliaceae.*

522. *Dasylirion* (T.).
523. *Rhodea japonica* (T.).
524. *Hyacinthus* (T.).
525. *Trycistis* (T.).
526. *Dracaena ferrea* (T.).
527. *D. reginae* (T.).
528. *Ruscus esculeatus* (T. [Ft.: II. Typus Jankzewskis]).
529. *Asparagus trichophyllus* (T.).
530. *A. maritimus* (T.).
531. *Astelia banksii* (T.).
532. *Aspidistra elatior* (T.).
533. *Phormium tenax* (T. [Ft.: II. Typus Jankzewskis]).
534. *Allium cepa* (T. [Ft.: II. Typus Jankzewskis]).
535. *Plesiosanthes* (T.).
536. *Aloë* (T.).

(CXXIX.) *Amaryllidaceae.*

537. *Amaryllis vittata* (T.).
538. *Imatophyllum miniatum* (T.).
539. *Agave longifolia* (T.).
540. *Clivia miniata* (T.).
541. *Curculigo sumatrana* (T.).

CXXXVIII. † *Taccaceae.*

542. *Ataccia cristata* (T.).

CXXXIX. † *Dioscoreaceae.*

543. *Dioscorea discolor* (T.).
544. *Tamus communis* (Ft.).

(CXXX.) *Iridaceae.*

545. *Libertia formosa* (T.).
546. *Iris fimbriata* (T.).
547. *Gladiolus segetum* (T.).
548. *Crocus aucherii* (T.).
549. *Tigridia pavonia* (Ft.).
550. *Moroea irioides* (Ft.).
551. *Antholiza aethiopica* (Ft.).
552. *Evansia vespertina* (Ft.).

CXXXX. † *Musaceae.*

553. *Heliconia aurantiaca* (Ft.).
554. *Musa ornata* (Ft.).

CXXXXI. † *Orchidaceae.*

555. *Neottia nidus avis* (Ft. [D.: III. Typus Jankzewskis]).
556. *Vanilla planifolia* (T.).
557. *Stanhopea* (T.).
558. *Listera ovata* (T.).

559. *Orchis maculata* (T.).
560. *O. latifolia* (Ft.).
561. *Platanthera chlorantha* (Ft.).
562. *Ansellia africana* (Ft.).

Pflanzen, die nicht in der Übersicht aufgeführt wurden.

563. *Monotropa hypopitys.*	D.: Die Wurzelhaube ist sehr schwach ausgebildet. Plerom und Periblem sind getrennt.
564. *Viscum album.*	Ft.: Die Pflanze zeigt keine gesonderten Histogene. Sie besitzt „un caractère d'inferiorité".
565. *Cuscuta cephalanthi* (K.). 566. *C. epilinum* (K.). 567. *C. europaea* (K.). 568. *C. gronorii* (K.). 569. *C. chilensis* (K.). 570. *C. major* (Ft.). 571. *C. minor* (Ft.).	K.: *Cuscuta* besitzt Initialen, die sich wie Scheitelzellen verhalten. Gesonderte Histogene sind nicht vorhanden (Atavismus).

Was die zuletzt genannten Pflanzen anlangt, so beansprucht von ihnen *Cuscuta* besonderes Interesse. Hier haben wir es mit einer Pflanze zu tun, die, auf ganz niedriger Stufe stehend, was den Bau ihrer Wurzelspitze betrifft, doch einer hochorganisierten Phanerogamenfamilie angehört.

Die Pflanze besitzt nach Koch Initialen, die sich wie Scheitelzellen verhalten.

Scheitelzellen finden sich nun bei den Gefäßkryptogamen.

Es liegt somit der Schluß nahe, daß tatsächlich eine Entwicklungsreihe von den Scheitelzellen der Gefäßkryptogamen zu den gesonderten Histogenen der Phanerogamen führt.

Wir werden im weiteren Verlauf der Abhandlung sehen, in wie weit dieser Schluß gerechtfertigt scheint.

Zunächst ist es nötig, sich mit den in vielen Fällen auseinandergehenden Ansichten der Forscher darüber, ob eine Pflanze diesem oder jenem Typus zuzurechnen ist, auseinanderzusetzen.

Bei den Lycopodiaceen, Selaginellaceen und Isoëtaceen divergieren die Meinungen beträchtlich.

Während Nägeli und Leitgeb bei *Lycopodium* eine Scheitelzelle annehmen, erklären die übrigen Autoren, daß hier der Pistiamodus vorliege. Letzteres gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn man bedenkt, daß nach Nägeli und Leitgeb schon bei den Equisetaceen eine Sonderung in Plerom, Periblem und Epidermis eingetreten ist. Nehmen wir nun an, es verhalte sich wirklich so, so scheint hier schon deutlich eine Entwicklungsreihe vorzuliegen.

Bei den Polypodiaceen, Marsiliaceen, Marattiaceen und Ophioglossaceen sind nur Scheitelzellen vorhanden. Bei den Equisetaceen finden wir bereits eine Differenzierung in Plerom, Periblem, Epi-

dermis und eine Kappenmutterzelle, dem Kalyptrogen vergleichbar, das bei den Lycopodiaceen und Isoëtaceen tatsächlich vorhanden ist.

Demgegenüber will es wenig bedeuten, wenn bei den Selaginellaceen, wie Nägeli und Leitgeb und Russow sagen, wahrscheinlich Scheitelzellen vorhanden sind.

Daß bei den Kryptogamen eine Entwicklung in der oben geschilderten Weise stattgefunden hat, scheint danach zweifellos.

Wie steht es nun bei den Phanerogamen?

Übergänge zwischen Kryptogamen und Gymospermen sind unmittelbar nicht vorhanden, da der Pistia-modus von dem Typus der Gymnospermen zu sehr abweicht.

Wir müssen uns also zunächst darauf beschränken, zu versuchen, innerhalb der Phanerogamen eine Entwicklungsreihe aufzustellen.

Wir sahen bereits, daß der Gymnospermentypus mit dem bei *Lupinus* und anderen Dikotylen beobachteten identisch ist.

Wir sahen ferner, daß bei den Kryptogamen eine Entwicklungsreihe der Wurzelspitzentypen sich aufstellen läßt, es ist also die Annahme durchaus gerechtfertigt, daß auch bei den Phanerogamen eine solche Entwicklungsreihe vorliegt oder sich wenigstens konstruieren läßt.

Nehmen wir dies einmal an, so würde aus der Tatsache, daß sich der Gymnospermentypus bei den Leguminosen wiederfindet, zunächst folgen, daß im natürlichen System die Gymnospermen an die Dikotylen und nicht an die Monokotylen anzuschließen sind, wie dies in neuerer Zeit von einigen Autoren[1]) aus anderen Gründen auch getan worden ist. Wir hätten damit bereits eine Brücke von den Gymnospermen zu den Dikotylen geschlagen, sodaß es sich nun darum handeln würde, Übergänge auch zwischen Dikotylen und Monokotylen zu finden.

Daß solche vorhanden sind, beweisen die Untersuchungen von Hanstein, Hegelmaier, Fleischer und Reinke, nach denen bei den meisten Monokotylen zwar späterhin (in ausgebildetem Zustande) das Kalyptrogen die Wurzelhaube regeneriert, dieses aber selbst genetisch vom Dermatogen abstammt.

Berücksichtigen wir nun die bisher angeführten Tatsachen, so haben wir in groben Umrissen eine Entwicklungsreihe vor uns, die uns von den Kryptogamen über die Gymnospermen und Dikotylen zu den Monokotylen führt.

Daß die Monokotylen, was den Bau der Wurzelspitze betrifft, höher stehen als die Dikotylen, geht schon daraus hervor, daß die auf der untersten Stufe der Reihe stehenden Kryptogamen nur ein Histogen besitzen, die Scheitelzelle, daß wir bei den Gymnospermen bereits zwei Meristeme antreffen, Plerom und Periblem, daß endlich bei den Dikotylen drei Histogene auftreten, Plerom, Periblem und Dermatogen, während bei den Monokotylen im ausgebildeten Zustand vier Meristeme vorhanden sind.

---

[1]) Strasburger, E., Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Jena.

Nachdem ich mich im vorhergehenden zu zeigen bemüht habe, daß und in welcher Weise eine Entwicklung stattgefunden haben muß, will ich im folgenden untersuchen, ob es möglich ist, aus den bei den einzelnen Familien auftretenden Typen eine geschlossene Entwicklungsreihe aufzustellen.

Als primitivster Typus darf derjenige betrachtet werden, der durch Erikssons IV. Typus repräsentiert wird. Dies scheint in sofern durch die Tatsachen bestätigt zu werden, als die nach Strasburger zu diesem Modus gehörenden Familien der *Amentaceae, Proteaceae* und *Casuarinaceae* zu denjenigen gehören, die (unter der Voraussetzung, daß wir die Phanerogamen den Monokotylen im natürlichen System voranstellen) den Gymnospermen entwicklungsgeschichtlich relativ nahe stehen. Wie es allerdings kommt, daß derselbe Typus auch bei den Leguminosen auftritt, läßt sich rein entwicklungeschichtlich nicht erklären. Es ist nötig, hierbei morphologische Gesichtspunkte heranzuziehen. Nur auf diese Weise dürfte es möglich sein, zu verstehen, wie ein Typus, der primitiven Pflanzenformen eigen ist, sich auf höherer Stufe wiederfindet.

Nehmen wir an, der Gymnospermen-Lupinustypus sei in der Angiospermenreihe der ursprüngliche, so würde sich aus ihm einerseits der durch den III. Typus Erikssons dargestellte Modus und der dem II. Typus Erikssons entsprechende Modus entwickelt haben, denen ebenfalls eine ganze Anzahl Leguminosen zugehören. Als höchster Dikotylentypus ist also der den meisten Dikotylen eigene I. Typus Erikssons zu betrachten.

An den II. Dikotylentypus Erikssons schließt sich unmittelbar der III. Monokotylentypus Treubs an, ebenso sind nahe verwandt der III. Dikotylentypus Jankzewskis und der Monokotylentypus Reinkes. Als höchstentwickelter Modus bliebe dann noch Treubs II. Typus, der sich unschwer aus dem Monokotylentypus Reinkes ableiten läßt, und der I. Typus Jankzewskis, der den Gipfel der Entwicklungsreihe darstellt, weil hier die Sonderung der vier Histogene am klarsten und deutlichsten sichtbar wird.

Auch an Übergängen zwischen den einzelnen Typen fehlt es nicht, so stellen zahlreiche Pflanzen Mittelglieder dar zwischen dem I. und II., dem II. und III. Typus Erikssons, sowie zwischen dem II. und III. Typus Treubs.

Ich führe an dieser Stelle keine Beispiele auf, sondern verweise auf meine Zusammenstellung.

Wir sehen also, daß sich eine Entwicklungsreihe der Wurzelhaubentypen wohl aufstellen läßt.

Fragen wir uns nun: Bestätigt die Reihenfolge der Familien im natürlichen System die von mir konstruierte Entwicklungsreihe, so muß die Antwort verneinend ausfallen.

Eine solche Entwicklungsreihe von Wurzelhaubentypen, die der Anordnung der Familien des natürlichen Systems entspräche, läßt sich überhaupt nicht aufstellen, wie die Betrachtung meiner Zusammenstellung aller untersuchten Pflanzen zeigt. Wir dürfen aber auch gar nicht erwarten, eine solche Bestätigung zu finden,

denn erstens fehlen die meisten Zwischenformen, die die einzelnen Familien miteinander verbinden, zweitens handelt es sich hier, wie ich schon oben erwähnte, um morphologische Eigentümlichkeiten, die im Laufe der Entwicklung durch mannigfache äußere Bedingungen in diesem oder jenem Sinne modifiziert worden sind.

Wir müssen uns also mit der Erkenntnis der Tatsache begnügen, daß prinzipiell auch die Wurzelhaubentypen wie alle anderen Organe ihre Entwicklungsgeschichte haben. In welcher Weise im einzelnen diese Entwicklungsgeschichte vor sich gegangen ist, läßt sich heute nur mutmaßen. Bedenkt man zudem noch, daß höchstwahrscheinlich die Entwicklung zahlreicher Familien eine parallele, von derselben Wurzel ausgehende gewesen ist, so leuchtet es ohne weiteres ein, daß die Reihenfolge der Familien, wie wir sie jetzt im natürlichen System vor uns haben, uns keine wesentlichen Anhaltspunkte für die Entwicklungsgeschichte der Wurzelhaubentypen bieten kann.

Zusammenfassung.

Überblicken wir, kurz zusammenfassend, die gewonnenen Resultate, so sehen wir folgendes:

1. Die Wurzelhaubentypen haben eine Entwicklungsgeschichte wie jedes andere Organ, wie daraus hervorgeht, daß
   a) eine solche Entwicklung bei den Kryptogamen sich deutlich verfolgen läßt,
   b) die Scheitelzelle der Kryptogamen sich bei den Phanerogamen *(Cuscuta)* wiederfindet und zwar, weil *Cuscuta,* die wohl frühzeitig eine parasitische Lebensweise angenommen hat, dementsprechend im Bau der Wurzel auf einer primitiven Stufe stehen geblieben ist,
   c) der Typus der Gymnospermen sich bei den Leguminosen wiederfindet.
2. Die Entwicklungsreihe der Wurzelhaubentypen läßt sich innerhalb der Phanerogamen mit einiger Wahrscheinlichkeit rekonstruieren, wobei sich zeigt, daß die Anordnung der Pflanzenfamilien im natürlichen System nicht mit der Reihenfolge der Wurzelhaubentypen übereinstimmt.
3. Die mutmaßliche Entwicklungsreihe der Wurzelhaubentypen ist folgende:

Cryptogamae:

I. Scheitelzellen: *Polypodiaceae, Marsiliaceae, Marattiaceae, Ophioglossaceae.*

II. Differenzierung in Plerom, Periblem, Epidermis, Kappenmutterzelle: *Equisetaceae.*

III. Pistia-modus: *Lycopodiaceae (Isoëtaceae).*

Phanerogamae:

IV. *Gymnospermae* (Lupinustypus).
V. IV. Typus Erikssons (Dikotylen).
VIa. II. Typus Erikssons (Dikotylen).
VIb. Übergänge vom II. zum III. Typus Erikssons (Dikotylen).
VIc. III. Typus Erikssons (Dikotylen).
VII. Übergänge zwischen Erikssons II. und I. Typus (Dikotylen).
VIII. I. Typus Erikssons (Dikotylen).
IX. III. Typus Treubs (Monokotylen [dieser Typus steht dem II. Typus Erikssons nahe.])
Xa. Reinkes Monokotylentypus (dieser steht dem I. Typus Erikssons nahe).
Xb. II. Typus Treubs (Monokotylen).
XI. I. Typus Treubs (Monokotylen).

4. Außer rein entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkten sind es besonders morphologische, die eine Erklärung des in Punkt 2 dieser Zusammenstellung sich zeigenden Widerspruches ermöglichen.
5. Da die Reihenfolge der Familien im natürlichen System in keiner Weise sich mit einer konstruierten Entwicklungsreihe von Wurzelhaubentypen deckt — eine Ausnahme machen nur die Gefäßkryptogamen — so folgt daraus, daß die Wurzelhaubentypen auf die systematische Bewertung der einzelnen Pflanzen und damit auf die Entwicklungsgeschichte ebenfalls ohne Einfluß sind.

Über den Stoffwechsel beim Reifen ölhaltiger Samen mit besonderer Berücksichtigung der Ölbildungsprozesse.

Von

Sergius Ivanow, Moskau,
Landwirtschaftliches Institut.

Mit 9 Abbildungen im Text.

Unter den Produkten der Lebenstätigkeit der Pflanzen spielt das Öl eine Hauptrolle in quantitativer und auch in qualitativer Beziehung.

Als trinäre Verbindung übertrifft das Öl mehrere andere trinäre Verbindungen nach seinen thermo-chemischen Eigenschaften und beim Verbrennen entwickelt es viel mehr Kalorien als z. B. Kohlehydrate, und diese Eigenschaft deutet zweifellos auf Ökonomie mit dem Materiale hin, das die Pflanze für den Bau ihres Gewebes anwendet. Im Öl hat die Pflanze eine Form von Reservestoff realisiert, der sehr kompakt und sehr arm an Sauerstoff ist, kurz einen Stoff, der immer, überall und in genügender Menge vorhanden und dann auch sehr leicht zugänglich für die Pflanze ist. Vor allem äußert sich die innige Beziehung des Öles zum Sauerstoff beim Keimen der Ölsamen durch eine unzweifelhafte Verminderung des Atmungskoeffizienten, und gerade dieses Merkmal unterscheidet ja die Ölpflanze von anderen Pflanzen. Wenn wir dann weiter bedenken, daß sich auch der Quotient $\frac{CO_2}{O_2}$ bei Ölsamen ganz eigenartig repräsentiert, so können wir wohl sagen, daß die Ölsamen in chemischer wie physiologischer Hinsicht von großem Interesse sind.

Wir wollen uns nun zunächst fragen:

1. Welche Substanzen sind es in erster Linie, die zur Ölbildung führen?
2. Welche haben wir als Zwischensubstanzen zu bezeichnen?
3. Welche entstehen endlich während des Keimens bei der Ölzerlegung?

Das eine jedenfalls steht fest: Die ins Einzelne gehende Untersuchung der Ölbildungs- und Ölzerlegungsvorgänge wird auch auf die Veränderungen des Respirationskoeffizienten Licht verbreiten. Wir haben da ein typisches Beispiel vor uns, wo chemische Untersuchung mit physiologischer Hand in Hand zu gehen hat, damit sich beide gegenseitig vervollständigen und erklären.

Wenn wir uns nun die Frage stellen, wie die Ölbildung und Ölzerlegung vor sich geht und welchen Einfluß beide Vorgänge auf den Atmungskoeffizienten haben, so heißt es zunächst, unsere Aufgabe in zwei teilen:

1. Die Untersuchung der Ölbildung beim Reifwerden von Fettsamen im Zusammenhang mit den Veränderungen des Respirationskoeffizienten, und
2. die Untersuchung des Ölzerfalles beim Keimen der Ölsamen ebenfalls im Zusammenhang mit der Atmung.

Ich trete nun an die Lösung der ersten Aufgabe heran und trenne zunächst der Bequemlichkeit halber die Mitteilungen über die chemischen von denen über die physiologischen Untersuchungen, was ich um so leichter durchführen kann, als die chemische Richtung des vorliegenden Gebietes von botanischer Seite sozusagen unbebaut geblieben ist.

Historisches.

Schon in der Morgenröte der Pflanzenphysiologie hat Saussure (1842), der Vater dieser Wissenschaft, die Aufmerksamkeit auf die Tatsache gelenkt, daß sich der Respirationskoeffizient bei der Keimung der Ölsamen (Raps und Hanf) stark von dem anderen Samen unterscheidet, da er sich als kleiner herausstellte als 1.

Letellier (1855), Hellriegel (1855) u. a. haben diese Beobachtung von Th. de Saussure bestätigt. Sachs (1859) gelang es, für diese Erscheinung eine Erklärung zu finden, indem er die Stärkebildung aus Öl feststellte, die Bildung also einer an Sauerstoff reicheren Substanz. Im Jahre 1880 gab Müntz eine mögliche Formel der Stärkebildung aus Ölsäure:

$$C_{18} H_{34} O_2 + 27\,O = 2\,C_6 H_{10} O_5 + 6\,CO_2 + 7\,H_2O.$$

Damit war durch diese Arbeiten bereits der Zusammenhang zwischen Kohlehydraten und Öl nahegelegt, und die ganze lange Reihe der nachfolgenden Naturforscher betrachten die Kohlehydrate als Material zur Ölbildung.

In einer Untersuchung über den Reifungsprozeß des Rapses konstatierte Müntz (1886) eine Verminderung der Glukose bei gleichzeitiger Zunahme des Öls. In den Arbeiten von Leclerc du Sablon (I. 1895) begegnen wir einer ausführlichen Behandlung unserer Frage. Als Objekt dienen die reifenden Samen von *Ricinus communis* und *Soja hispida*. Es zeigte sich, daß die

Glukose von der Pflanze sehr schnell verbraucht wird, weshalb sie in ihr nur in Spuren vorkommt.

Bei der Untersuchung von reifenden Nüssen und Mandeln fand Leclerc du Sablon (II. 1896) folgendes:

Tabelle 1.

Über das Verhältnis zwischen Öl und Kohlehydraten in verschiedenen Reifestadien nach Leclerc du Sablon (II. 1896).

	Datum	Öl	Glukose	Rohrzuck.	Stärke
Nuß	6. VII.	3	7,6	0	21,8
	1. VIII.	16	2,4	0,5	14,5
	15. VIII.	42	0,0	0,6	3,2
	1. IX.	59	0,0	0,8	2,6
	4. X.	62	0,0	1,6	2,6
Mandel	9. VI.	2	6,0	6,7	21,6
	4. VII.	10	4,2	4,9	14,1
	1. VIII.	37	0,0	2,8	6,2
	1. IX.	44	0,0	2,6	5,4
	4. X.	46	0,0	2,5	5,3

In den Arbeiten von C. Gerber (I. u. II. 1897) begegnen wir Ergebnissen über den Zusammenhang von Öl und Mannit. In der Zeit der intensivsten Ölbildung vermindert sich die Mannitmenge sehr stark. Dieses Verhältnis äußert sich in der Vergrößerung des Respirationskoeffizienten. Gerber führt auch eine Formel von Gautier über die Umwandlung des Mannits in Öl an, die sehr klar zeigt, daß sich bei diesem Umsatze eine große Menge CO_2 entwickelt, ohne daß von außen Sauerstoff aufgenommen zu werden braucht.

$$\underset{\text{Mannit}}{11\,C_6H_{14}O_6} = \underset{\text{Margaroolein}}{C_{51}H_{99}O_6} + 3\,H_2O + 15\,CO_2.$$

Weiter ist die Tatsache von großem Interesse, die Gautrelet (1909) beobachtet hat, die Mannitbildung aus Öl, also die umgekehrte Reaktion. Er verfuhr dabei so, daß er Rapsöl und Olivenöl mit Pepsin in saurer Lösung oder mit Pankreatin in alkalischer Lösung digerierte.

Die Ölsynthese aus dem Glyzerin und höheren Fettsäuren in vitro als eine chemische Reaktion ist schon längst bekannt.

Danach ist es klar, daß man rein theoretisch die Frage nach der Ölbildung teilen kann in die nach der Bildung von Glyzerin und in die nach der Bildung der höheren Fettsäure. Es existieren auch einige Hypothesen der Glyzerinbildung. So stellt sich Em. Fischer (I, 1909) den Prozeß der Glyzerinbildung in folgender Weise vor:

Glyzerose ist das erste Produkt der Assimilation des Kohlen-

stoffes in grünen Pflanzen. Beide Glyzerosen: Dioxyaceton und Glyzerinaldehyd bilden nach der Reduktion Glyzerin.

CH_2OH	CH_2OH	CH_2OH	CH_2OH
$CO \quad + H_2 =$	$CHOH$	$CHOH \quad =$	$CHOH$
CH_2OH	CH_2OH	$COH + H_2$	CH_2OH

Traubenzucker gibt bekanntlich bei der Gärung auch Glyzerin.

Sehr kompliziert ist die Entstehung der höheren Säuren aus Kohlehydraten. Trotzdem ließ sich eine Hypothese der Entstehungsweise geben.

Die in den Pflanzen am weitesten verbreiteten höheren Säuren sind in ihrem Formelbau der Glukose sehr nahe verwandt, so

die Stearinsäure $C_{18}H_{36}O_2$ — $3\,C_6H_{12}O_6$
oder die ungesättigten Säuren, wie
die Ölsäure $C_{18}H_{34}O_2$
die Linolsäure $C_{18}H_{32}O_2$
die Linolensäure $C_{18}H_{30}O_2$

Em. Fischer (II. 1909) vermutet deshalb, daß sich die Stearin- und Oleinsäure aus drei Glykosemolekeln oder aus sechs Molekeln von Glyzerose kombinieren. Die im Pflanzenreiche weit verbreitete Palmitinsäure soll dagegen nach Fischer aus 1 Mol. Glykose und 2 Mol. Pentose bestehen.[1])

Buchner und Meisenheimer (1910) teilten eine andere Hypothese der Umwandlung der Glukose in niedere Fettsäuren mit. Sie soll über eine ganze Reihe von Verbindungen vor sich gehen wie Acetaldehyd und Aldolkondensation.

Aldol verliere Wasser und bilde einen ungesättigten Aldehyd, den Krotonaldehyd; durch dessen schwache Oxydation entstehen ungesättigten Säuren, die bei der weiteren Reduktion schließlich die gesättigte Fettsäure bilden.

Nach H. Eulers (1909) Meinung könnten bei abermaliger Kondensation in derselben Weise auch höhere Fettsäuren, z. B. Stearinsäure, entstehen.

Mit der eben ausgeführten Theorie von Buchner stimmt auch eine Theorie der Zoophysiologie sehr gut überein, die Nencki (1909) aufgestellt hat. Danach soll sich aus Glukose Milchsäure bilden, danach Acetaldehyd, daraus Aldol und so weiter, bis die höhere Fettsäure hergestellt ist.

Es ist eine naheliegende und sehr wichtige Aufgabe der Pflanzenchemie, die verschiedenen scharfsinnigen Hypothesen über den Zusammenhang zwischen Kohlehydraten und höheren Fettsäuren zu stützen. Die Entdeckung dieses Prozesses, die Feststellung solcher Übergänge würde eine bedeutende Etappe in der Erkenntnis des pflanzlichen Stoffwechsels bilden, da damit intramolekulare Verbrennung bei vollem Luftzutritt nachgewiesen wäre, wie zum Beispiel der Übergang von Glukose zur Stearinsäure beim Reifen.

[1]) Diese Deutung erscheint mir zu gezwungen; denn bisher hatte man noch nie eine Teilnahme von Pentosen oder Pentosanen am Stoffwechsel der Pflanze teilnehmen gesehen trotz der weiten Verbreitung der Palmitinsäure.

Meines Wissens gibt es in der gesamten botanischen Literatur nicht einen einzigen Beleg dafür, daß Proteïnsubstanzen an der Ölbildung von Pflanzen einen Anteil haben, obwohl Beobachtungen der Tierphysiologie diese Möglichkeit nicht ausschließen.

Daß Eiweißsubstanzen bei der Ölbildung teilnehmen können, beweisen mehrere ältere und neuere Arbeiten von Pettenkofer (1862), M. Cremer (1899), Gruber (1901) und E. Bogdanoff (1909).

Ich wiederhole also: Für die Ölbildung in der Pflanze kommen bisher bloß die Kohlehydrate und da hauptsächlich die Glukose in Betracht. Wollte man daher die Ölbildung nach den bisherigen Theorien in ein Schema bringen, so müßte dieses lauten:

$$\text{Glukose} \left\langle \begin{array}{c} \text{Glyzerin} \\ \text{Fettsäuren} \end{array} \right\rangle \text{Öl}$$

Auffallend ist es jedenfalls, daß Ölsamen große Mengen von Proteïnsubstanzen enthalten. Es wird daher zunächst geboten sein, einen Blick auf das Verhalten der Proteïnsubstanzen beim Reifen der Fettsamen zu werfen.

Die Proteïnsynthese in reifenden Samen ist gerade ein hochmodernes Thema der letzten Zeit. So haben E. Schulze mit seiner Schule, Zaleski u. a. viele Arbeiten über Eiweißbildung publiziert. Als wichtigstes Ergebnis dieser Arbeiten kann man anführen, daß heute wohl als gesichert angesehen werden kann, daß die Proteïnverbindungen aus den dem Samen zufließenden löslichen Amidoverbindungen entstehen.

Ausführliche Angaben über die Proteïnbildung finden wir bei Nedonučaeff (1899), E. Wasillieff (1908), Pfenninger (1909), E. Schulze u. E. Winterstein (1910), Zaleski (1911) u. a.

Unter diesen hebe ich besonders die wichtigen Angaben von E. Schulze und E. Winterstein hervor, die sie über die Proteïnbildung bei reifenden Samen von *Pisum sativum* machten. Nach ihren Angaben gehen oft die Substanzen, die sich noch gelöst in den Kapseln vorfanden, völlig in den reifenden Samen über. Ein typisches Beispiel sei *Asparagin.* Andere Verbindungen bleiben dagegen in winzigen Mengen nachweisbar, wie Glutamin und Arginin. Nach diesen Befunden vermuten nun beide Forscher, daß im Samen eine momentane Umwandlung der zufließenden Amidosubstanzen in die unlösliche Form der Proteïne stattfindet.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen können wir unsere Aufgabe näher formulieren und das Untersuchungsmaterial auswählen.

Ohne Zweifel sind die Prozesse der Ölbildung in der Pflanze sehr kompliziert. Man muß daher die komplizierte Kette der Stoffwechselprodukte in ihre einzelnen Glieder zerlegen und jedes derselben einzeln untersuchen.

Eines dieser Glieder ist die Fettsynthese aus dessen Komponenten, aus Glyzerin und Fettsäure. Es sei nun hier gleich die Frage gestellt, ob diese Synthese unter Mitwirkung eines Fermentes stattfindet oder nicht.

Einige Autoren betrachten das Reifen und Keimen der Samen als reversible Prozesse (Zaleski). Die Verbindungen, die beim Reifen verschwinden, bilden sich beim Keimen. Es ist deshalb nicht unwahrscheinlich, daß in beiden Prozessen dieselben Kräfte wirken: Enzyme; wissen wir ja schon längst genau, daß es eine reversible Wirkung von Fermenten gibt. Es ist daher nicht so von der Hand zu weisen, daß man ein Enzym finden könnte, das bei der Samenreifung synthetisch wirkt, während es bei der Keimung in umgekehrtem Sinne arbeitet, also hydrolysiert. Zaleski hat ein derartiges Enzym in reifenden Samen gefunden, womit er Proteolyse hervorgerufen hat. Es ist sehr wahrscheinlich, daß dieses Enzym in reifenden Samen Proteïnsynthese hervorrufen kann.

Die Aufgabe, die ich mir nun stelle, lautet: Es ist ein synthetisch wirkendes Enzym zu suchen, das in reifenden Samen zu einer bedeutenden Ölsynthese führen kann. Vielleicht gelingt es, bei der weiteren Untersuchung der Zusammensetzung des Öles, neue Glieder der ganzen Kette zu isolieren. Derartige Untersuchungen vermißt man bei allen früheren Autoren, die sich damit begnügten, einen Ätherauszug zu machen, den sie im Falle eines positiven Ergebnisses als ausreichend ansahen, um auf Vorhandensein von Öl zu schließen.

Es ist bekannt, daß das Öl von verschiedenen Samen aus einer größeren oder geringeren Zahl von Glyzeriden gesättigter oder ungesättigter Säuren besteht. Infolgedessen war es meine nächste Aufgabe, das Öl in verschiedenen Reifungsstadien der Samen zu untersuchen, um zunächst die qualitative und quantitative Verschiedenheit der Öle kennen zu lernen.

Dabei war es für die Auswahl des Materials sehr wichtig, solche Samen auszusuchen, deren Öle voneinander sehr stark verschieden waren und zwar sowohl nach der Zahl seiner Komponenten wie nach seiner Qualität.

Denn nur wenn wir in dieser Weise an die Sache herantreten, können wir überzeugt sein, daß wir die Frage über die Reifungserscheinungen und über die Ölbildung im weitesten Umfange in Angriff nehmen. Ich habe *Linum usitatissimum* (Lein), *Papaver somniferum* (Mohn), *Brassica Napus oleifera* (Raps) und *Cannabis sativa* (Hanf) ausgewählt. Die Zusammensetzung der Öle ist folgende:

Tabelle 2.
Über die Zusammensetzung von Raps-, Hanf-, Mohn- und Leinöl.

	Gesättigte Säure	Ungesättigte Säure		
		$C_2H_2n - 2\,O_2$	$C_2H_2n - 4\,O_2$	$C_2H_2n - 6\,C_2$
Raps		Rapin- Eruca- (90 %)		Linolen-
Hanf	Palmitin- Stearin-		Leinöl- (90 %)	Linolen- Isolinolen-
Mohn	Palmitin- Stearin-	Olein- 25 %)	Leinöl- (55 %)	Linolen- (5 %)
Lein	Palmitin- Miristin-	Olein-	Leinöl- (13 %)	Linolen- (15 %) Isolinolen-(50 %)

In physiologischer Hinsicht ist es sehr wichtig, zu entscheiden, ob sich das Öl im Samen aus Glyzerin und aus höheren Säuren bildet, die aus anderen Pflanzenteilen der Samen zufließen können, oder ob im Samen selbst die tiefgreifenden Veränderungen der Glukose zu Öl stattfinden. Im ersten Falle würde kein Einfluß auf den Respirationskoeffizienten nachzuweisen sein, im zweiten ja, und zwar müßte die Reaktion ganz erheblich sein. Zu der ersten Möglichkeit habe ich noch hinzuzufügen, daß R. H. Schmidt in seiner Arbeit „Über Aufnahme und Verarbeitung von fetten Ölen durch Pflanzen“ von der Möglichkeit einer Wanderung des Öls von Zelle zu Zelle spricht.

Das Material zu meiner Untersuchung wurde in folgender Weise vorbereitet. Nach dem Blühen sammelte ich die Früchte, trocknete sie bei 45—50° C und nahm die Samen aus den Schoten und Kapseln meiner Versuchspflanzen (Lein, Mohn, Raps). Es gab auch Fälle, etwa die jüngsten Reifungsstadien, wo ich nicht imstande war, die Samen von den Schötchen zu isolieren. Da half ich mir, indem ich die Früchte im ganzen verkleinerte. Ich habe diese Fälle mit einem Sternchen (*) bezeichnet.

Um zu entscheiden, in welcher Form sich die Reservestoffe im Stamme zur Blütezeit anhäufen, und in welcher Form diese Reservestoffe zum reifenden Samen hinüberströmen, wurden die vegetativen Teile und die Schötchen getrennt gesammelt.

Damit gehe ich zur Beschreibung der Untersuchungsmethoden über. Ich habe natürlich je nach den drei Hauptgruppen der Nährstoffe: Kohlehydrate, Proteïnsubstanzen und Fette meine Dispositionen getroffen.

Die Bestimmung der Glukose, des Rohrzuckers und der Stärke wurde nach der gewöhnlichen Methode mit Fehlingscher Lösung mit oder ohne vorhergehende Hydration ausgeführt.

Dabei interessierte ich mich insbesondere auch für die physiologische Rolle der Pentosane in der Pflanze, und zwar für deren Bedeutung als Nährstoffe.

Die Pentosane wurden von den Methylenpentosanen nach der Methode von B. Tollens und Ellet (1905) abgetrennt. Furfurolphlorgluzid isolierte ich von Methylfurfurphlorogluzid durch nochmalige Digestion mit Alkohol bei 60°. Den Gesamtstickstoff bestimmte ich nach Kjeldahl durch das Verbrennen des ganzen Samens, den Eiweißstickstoff im Ätherextrakte nach der Methode von Barnstein. Die Differenz zwischen diesen beiden Stickstoffmengen gab die Stickstoffzahl der Amidosubstanzen.

Die Ölmenge bestimmte ich im Ätherextrakte. Nach dem Abdestillieren von Äther filtrierte ich das Öl und trocknete es im Wasserstoffstrom bis zum konstanten Gewichte.

Zur Gesamtcharakteristik des Öls in den verschiedenen Reifestadien bestimmte ich in Hinsicht auf die Untersuchungen von Leukowitsch und Benedikt Ulzer folgende Zahlen:

1. Die Säurezahl (mit Phenolphtalein oder Anilinblau als Indikatoren) d. i. die Anzahl Milligramm KOH, welche notwendig ist, um die freie Fettsäure in 1 gr des Öls zu neutralisieren.
2. Die Verseifungszahl, d i. die Anzahl Milligramm KOH zur Neutralisation von freien und gebundenen Fettsäuren in 1 gr des Öls.
3. Die Hehnerzahl, d. i. die Prozentzahl der im Wasser unlöslichen Säuren des Öls.
4. Die Reichert-Meißl'sche Zahl, d. i. die Menge ccm decinormalen KOH, welche notwendig ist, um die flüchtige Säure auf 5 gr des Öls zu neutralisieren.
5. Die Jodzahl, d. i. die Menge von Jod in Milligrammen, die die ungesättigte Säure bis zur Sättigung absorbiert, und zwar ausgedrückt in Prozenten. Die Sättigung dauerte immer 15—20 Stunden.

Eine der Hauptaufgaben wurde die qualitative und quantitative Bestimmung einzelner ungesättigter Säuren.

Wie Tabelle 2 zeigte, gibt es in den Samen unserer Versuchspflanzen dreierlei Typen ungesättigter Säuren.

1. $C_nH_{2n-2}O_2$ — wie die Oleinsäure.
2. $C_nH_{2n-4}O_2$ — wie die Leinolsäure.
3. $C_nH_{2n-6}O_2$ — wie die Linolensäure.

Entsprechend dem Sättigungsgrade absorbieren diese Säuren elementares Brom in der Menge 2 Br, 4 Br oder 6 Br. Diese Bromderivate besitzen nun bestimmte physikalische Eigenschaften, so gegen Lösungsmittel, in Bezug auf die Schmelztemperaturen u. s. f. Durch diese Eigenschaften lassen sie sich leicht identifizieren.

Die Bromierungsmethode von Hehner-Mitchel ist folgende: Die Mischung der Fettsäuren wird in 40 cm³ Äther und 3—5 cm³ Eisessig gelöst, die Lösung bis 5° C abgekühlt und dann mit tropfenweise zufließendem Brom vermischt, bis die Lösung deutlich braun bleibt. Ich lasse sie dann 8—15 Stunden stehen, worauf sich ein weißer Niederschlag zeigt, der der Linolensäure entspricht. Das Hexabromid der Isolinolensäure bleibt im Äther gelöst.

Der Niederschlag wurde durch einen Gooch-Tiegel mit Asbest abfiltriert, mit Äther gewaschen, getrocknet und gewogen.

Die Linolensäure wurde nach der Formel berechnet:

$$\frac{C_{18}H_{30}O_2Br_6}{C_{18}H_{20}O_2} = \frac{758}{218} = \frac{\text{Hexabromidmenge}}{\text{Linolensäure}}$$

Das Filtrat wurde nach Befreiung vom Äther in Petroläther gelöst, falls nötig, auch unter Erwärmen. Beim Erkalten erscheint nach 5—10 Stunden ein mehr oder weniger massiver weißer Niederschlag von Tetrabromid.

Nach der Filtration, dem Abwaschen mit Petroläther und Trocknen wurde die Linolsäure folgenderweise berechnet:

$$\frac{C_{18}H_{32}O_2Br_4}{C_{18}H_{32}O_2} = \frac{600}{289} = \frac{\text{Tetrabromidmenge}}{\text{Linolsäure}}$$

Das Filtrat enthält in der Petrolätherlösung eine Mischung von Oleinsäure, von gesättigten Säuren u. s. f., welche nicht getrennt berechnet wurden.

Außer dem Verhältnis zu verschiedenen Lösungsmitteln haben die Bromide noch die folgenden charakteristischen Schmelzpunkte:

Linolensäurehexabromid	Schp. 177°
Linolsäuretetrabromid	„ 113°
Ölsäuredibromid	bleibt flüssig.

Die gesättigten Säuren wurden nach David (1910) bestimmt. Dieser Forscher hat gefunden, daß die Ammoniumsalze von gesättigten Säuren in Ammoniak bei 13—14° C absolut unlöslich sind. Die Ammoniumsalze der ungesättigten Säuren sind dagegen in Ammoniak löslich.

Man filtriert den Niederschlag ab, wäscht ihn sorgfältig mit Ammoniak, bis das Filtrat mit Barytlösung keinen Niederschlag mehr gibt, spaltet auf demselben Filter mit 15—20% Salzsäure, wäscht mit Wasser, trocknet und wägt ab.

Eigene Untersuchungen.

A. Der Reifungsprozess von Linum usitatissimum.

Material vom Jahre 1907 und 1910. Das Material des letzten Jahres dient als Kontrolle und als Ergänzung zur Untersuchung 1907.

1907 ausgesät:	1) 1. VI.	gesammelt	16. VIII.	Die Samen grün und saftig.
	2) „	„	28. VIII.	unreif. Die Kapseln zieml. trocken.
	3) „	„	10. X.	Die Samen reif.
	4) „	„	13. X.	Die Samen reif (nach einem nächtlichen Froste von — 1° R).
1910	1) 11. V.	„	5. VII.	Zur Blütezeit *.
	2) „	„	18. VII.	Die Samen unreif, saftig, grün.
	3) „	„	3. VIII.	Die Samen unreif.
	4) „	„	25. VIII.	Reife Samen.

Tabelle 3.

Über die Kohlehydrate von *Linum* in den verschiedenen Reifestadien.

1907	Trockensubstanz	Traubenzucker	Rohrzucker	Pentosane	Methylpentosane	Zellulose
1.	43.41	2.69	2.91	10.85	1.51	8.57
2.	60.01	0.44		10.87	1.61	8.56
3.	89.33		2.02	15.77	2.26	8.13
4.	91.85		1.83	17.62	2.16	8.14
1910						
1.	—		3.482			
2.	—		2.392			
3.	—		1.858			
4.	—					

Die vorliegende Tabelle beweist, daß die Glykose mit fortschreitender Reife des Samens stark abnimmt. Im Jahre 1910 konnte ich überhaupt keine Glykosemenge konstatieren. Diese Tatsache spricht sehr dafür, daß die Pflanze in diesem Entwicklungsstadium vornehmlich Glukose braucht. Wir werden später noch sehen, daß der Saft in den Samen einen ganz bedeutenden Glukosezufluß erhält. (S. Diagramm No. 1.)

Die Glukose verwandelt sich offenbar in andere Substanzen, wie Glyzerin, Fettsäuren u. s. w.

Unsere Tabelle 3 sagt nichts aus über das Verhältnis von Trauben- und Rohrzucker. Die Abnahme des Rohrzuckers ist nur relativ, absolut nimmt die Rohrzuckermenge zu, da die Trockensubstanz während des Prüfungsprozesses stark zunimmt. Das Diagramm No. 2 stellt die absolute Menge der Kohlehydrate, berechnet auf 100 Teile, dar.

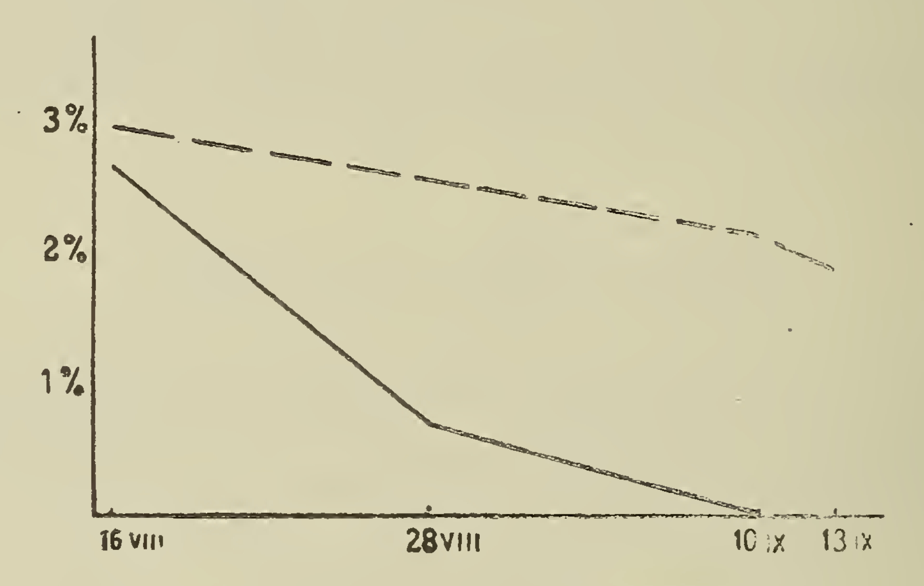


Diagramm No. 1. *Linum usitatissimum.*

Die Kohlenhydrate in Samen in verschiedenen Reifestadien. 1907.

— Glukose. ---- Saccharose.

Aus dem Diagramm No. 2 geht hervor, daß die Pflanze nur die Glukose verbraucht. Bei Abwesenheit von Glukose verarbeitet die Pflanze aber auch den Rohrzucker zur Ölsynthese. Ob in unserem Falle eine wirkliche Anhäufung des Rohrzuckers als Reservevorrat sozusagen als „Reservezucker" vorkommt, kann man aus Erwägungen wahrscheinlich machen. Man versteht in der Physiologie unter Ablagerung als Reservestoff einen Vorgang, bei dem die fragliche Substanz bestimmte Umwandlungen erduldet, so geht Reservestärke aus Glukose, Reserverohrzucker (in *Beta vulgaris*) aus Monosacchariden hervor. Viel kompliziertere Umwandlungen dürften daher der Ablagerung der Reserveöle und Reserveproteinen vorausgehen.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Rohrzuckermenge, die sich im Leinsamen ablagert, durch die Gefäßbündel des Stammes dem Samen zufließt und als Kohlehydratreserve übrigbleibt, die bei dem sehr komplizierten Vorgange der Ölbildung im Samen von der Pflanze nicht angegriffen werden darf. Der Rohrzucker stellt

also meiner Meinung nach eine Substanz dar, die erst bei Glukosemangel angegriffen wird und dann über Monosaccharide Öle erzeugt.

Die Zellulose und die Pentosane werden in sehr charakteristischer Weise abgelagert. Aus den Untersuchungen von Gerber (1897) ist bekannt, daß die Ölbildung im Samen einige Zeit nach der Befruchtung einsetzt. Im Embryosack beginnt bekanntlich Zellvermehrung und Gewebedifferenzierung. Kotyledonen, Samenschale und andere Teile des Pflänzchens entstehen. Die Testa des Samens nimmt bald ihre gewöhnliche Größe und Form an. Sie ist jenes Organ des Samens, das früher als alle andere fertig sein muß; denn sie funktioniert schon zur Zeit der Kotyledonenentwicklung, in der sie die Aufgabe der Saftleitung übernimmt. Zu jener Zeit, da die Ölbildung noch unmerkbar ist, zeigen sich in der chemischen Zusammensetzung des Samens eine

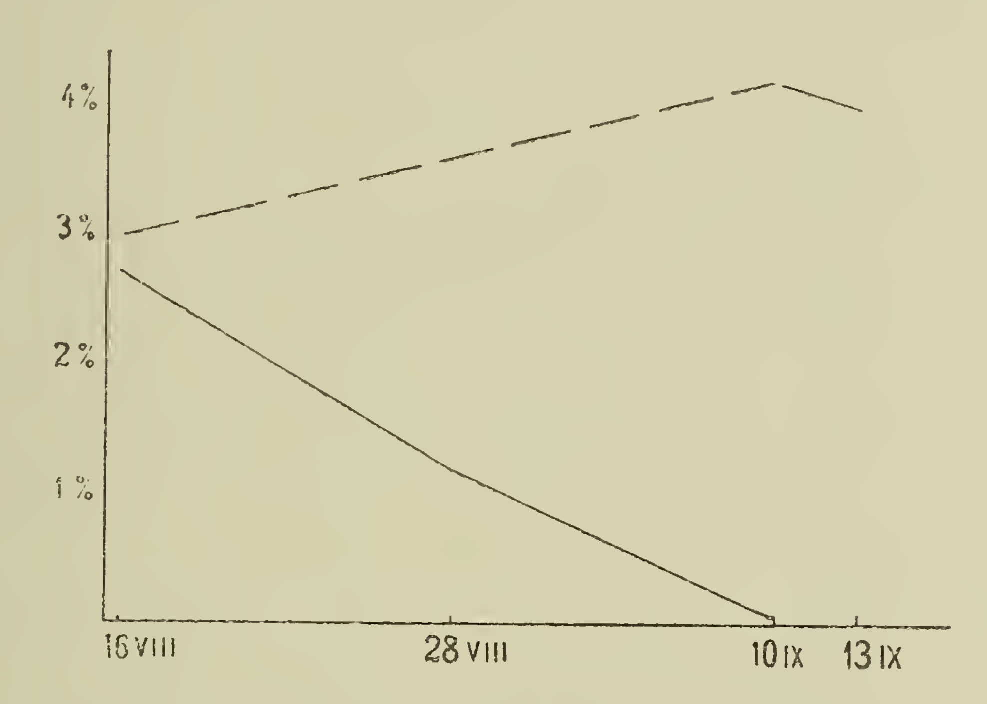


Diagramm No. 2. *Linum usitatissimum.*
Absolute Zunahme von Kohlehydraten. 1907.
— Glukose. ---- Saccharose.

Menge von Pentosanen und reichliche Zellulose, deren Quantitäten in der Folge absolut konstant bleiben. Die nachfolgende Periode der Ölbildung zeigt fast keine Zunahme unlöslicher Kohlehydrate. Das Ergebnis anderer Autoren wie Frankfurt (1894), daß die Kotyledonen nur sehr geringe Mengen von Pentosanen enthalten, lassen den Schluß zu, daß sich die Pentosane in der Testa ablagern, also in einem Gewebe, das in den reifenden Samen als mechanischer Faktor und Schutz des Keimlings in Betracht kommt, aber nicht als Ablagerungsstätte von Reservestoffen.

Methylpentosane sind in allen bisher untersuchten Materialien schwach vertreten. Außer diesen unlöslichen Kohlehydraten enthält die Testa noch ein Kohlehydrat-Galaktan. Durch die bekannte Probe auf Schleimsäure ist es sehr leicht, seine Anwesenheit zu konstatieren.

Tabelle 4.
Stickstoffgehalt im Leinsamen.

1907	Gesamt-N	Eiweiß-N	Eiweiß	N d. Amidoverbindungen	Eiweiß-N / Gesamt-N
I.	3.43	2.92	18.25	0.51	85
II.	3.69	3.40	21.25	0.29	92.1
III.	3.62	3.33	21.145	0.24	93.3
IV.	3.66	3.58	22.395	9.28	92.7

In allen Entwicklungsstadien des Samens ist sonach, wie Tabelle 4 lehrt, die größte Menge des Stickstoffs an Proteinsubstanzen gebunden. Für die anderen N-haltigen Substanzen bleiben bloß 7.3—15 % N. Die Eiweißbildung im Samen verläuft sehr intensiv.

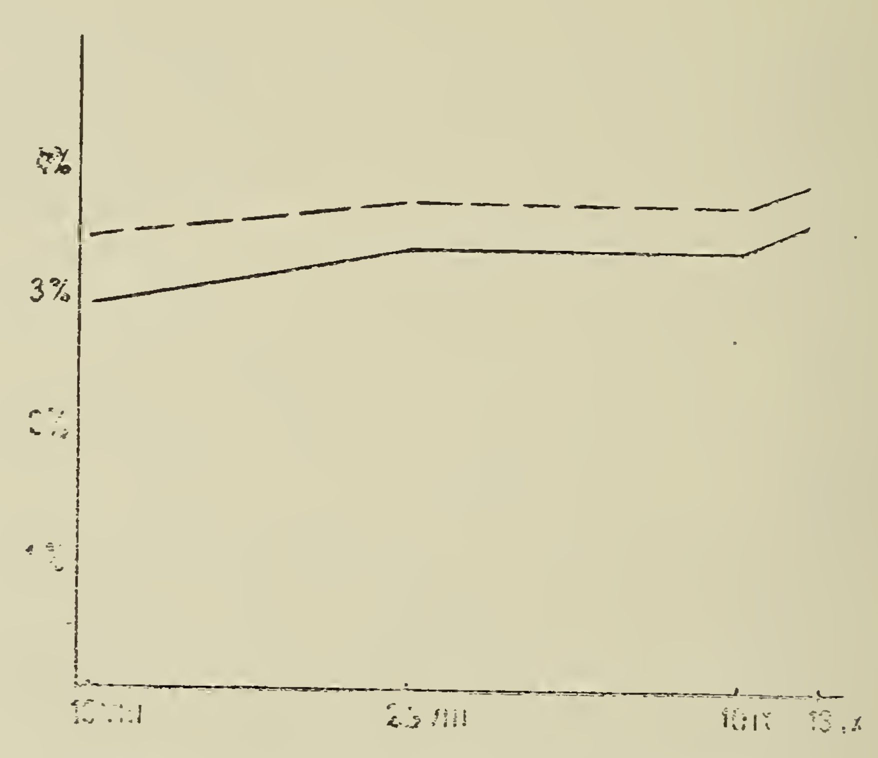


Diagramm No. 3. *Linum usitatissimum.*
N-Zunahme beim Reifen der Samen. 1907.
— N-Eiweiß. ---- N-Gesamt.

Dieser Prozeß scheint ganz selbständig und parallel zur Ölbildung stattzufinden.

Das Diagramm 3 zeigt die relative Ablagerung der Proteinsubstanzen in den Samen. Danach geht die Kurve des Gesamtstiskstoffes parallel zur Kurve des Stickstoffes der Proteinsubstanzen.

Tabelle 5a.
Ätherauszug aus dem Leinsamenmaterial von 1907.

	I.	II.	III.	IV.
Öl in %	33.8	37.2	40.6	41.9
Säurezahl	8.15	5.31	5.13	4.34
Ätherzahl	192.45	186.33	189.54	195.35
Verseifungszahl	204.6	191.7	194.67	199.69
Jodzahl	165.9	173.5	176.8	172.9
Färbung	dunkelgrün	grün	gelb	hellgelb

Tabelle 5b.

Ätherauszug aus dem Leinsamenmaterial von 1910.

	I.	II.	III.	IV.
Öl in %	*4.37 (2.31)	11	32.5	35.04
Säurezahl	15.4	3.58	4.03	5.65
Ätherzahl	62.62	182.12	184.67	181.15
Verseifungszahl	38.02	185.70	188.70	186.80
Jodzahl	120.6	150.9	168.1	175.3
Hehnerzahl	35.4	94.5	94.9	94.9
Reich.-Meißlzahl	—	0.36	0.43	0.45

Tabelle 5a und b zeigen den Vorgang der Ölablagerung. Die Samen des Jahres 1907 waren schon weit entwickelt; daher halten

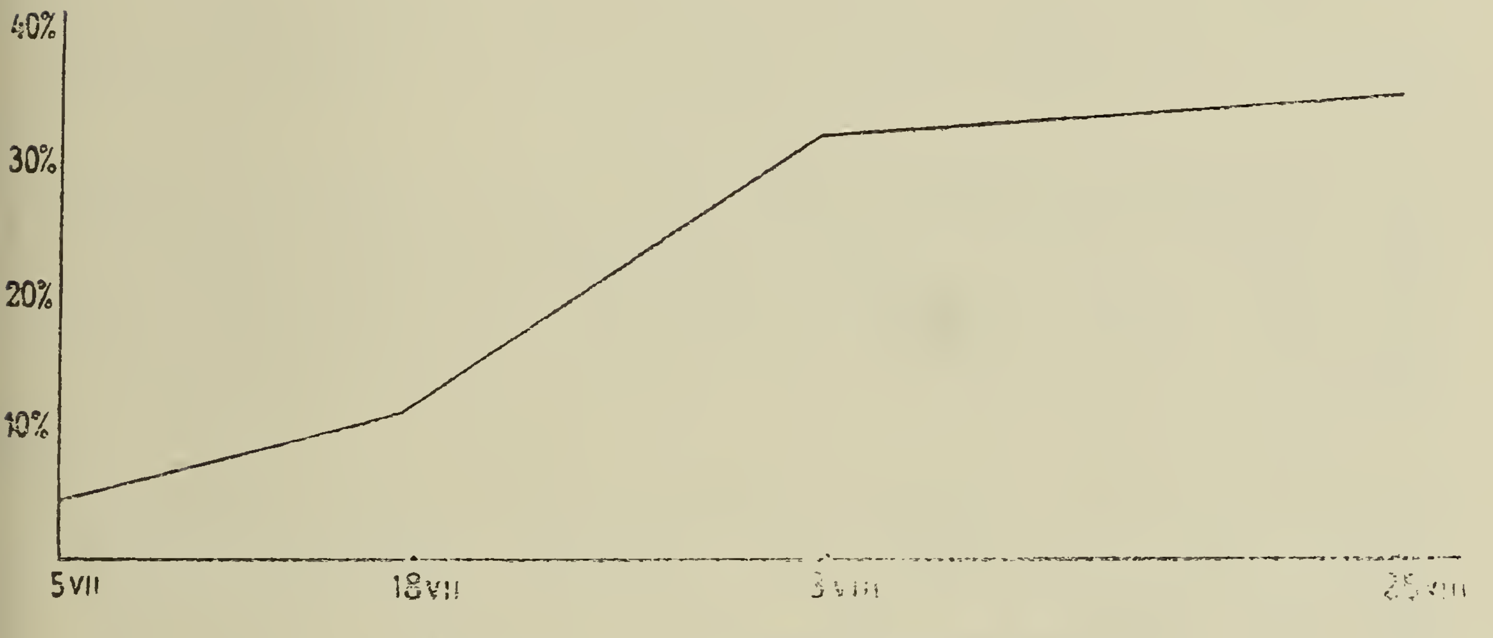


Diagramm No. 4. *Linum usitatissimum.*
Ölbildung in den Samen. 1910.

wir uns bei der Besprechung zunächst an die quantitativen Verhältnisse der Samen von 1910.

In den ersten zwei Wochen nach dem Verblühen enthalten die Samen nur wenig Öl. Dann setzt eine Periode intensivster Ölbildung ein, die beinahe zwei Wochen dauert. In den letzten 2—3 Wochen bildet sich nur wenig Öl. Das Maximum der Ölbildung zeigt sich in der Mitte zwischen Blühen und Reifen. Dabei erscheint die Glukose fast verschwunden. Verteilen wir also den ganzen Reifeprozeß auf gleiche Zeitabschnitte, so erscheint das Optimum der Ölbildung im Linumsamen gerade in der Mitte.

Das Diagramm No. 4 zeigt, daß zwischen 18. Juli und 3. August ein großer Sprung in der Ölbildung eintritt.

Wenden wir uns nun zur Charakteristik des Öles auf verschiedenen Reifestadien. Da zeigt es sich, daß die Säurezahl gering ist. Das ist sehr charakteristisch für Leinöl, da die anderen Pflanzen eine sehr große Säurezahl beim Reifen haben.

Das erste Stadium des Jahres 1910 ist mit den anderen nicht vergleichbar. Seine Ätherzuhl ist 62.62 gegen normal 180—185.

Der Auszug enthält eine große Menge Beimischungen, die, nach der niedrigen Säurezahl zu schließen, neutralisierend wirken. Derartige Beimischungen erwähnt auch Müntz (1886) in seiner Untersuchung über das Reifen des Rapses, er nennt sie „les substances resineuses“. Die Beimischungen vermindern natürlich die Ölmenge in der Probe. Daher ist die Zahl der Phase I zu niedrig und maskiert. Da wir von da ab, in den Fällen II—IV, mit den absolut reinen Samen arbeiten, kann nun von störenden Beimischungen keine Rede sein. Wir sehen also auch, daß die Charakteristik des Öles übereinstimmt. Das zeigt sich auch beim Vergleich der Proben beider Jahre.

Der geringe Unterschied in den einzelnen „Zahlen“, und zwar in den Verseifungszahlen, hängt von Spuren von Beimischungen zum Öle, etwa solchen von Lezithin, Cholesterin u. a., in den Auszügen ab.

Für das Leinöl ist die Jodzahl sehr charakteristisch. Sie bietet uns in beiden Jahren dasselbe Bild: sie nimmt mit dem Reifen zu. Weshalb nun diese Zunahme?

Um das zu verstehen, muß man bedenken, daß die Jodzahl einen Begriff von der ganzen Gruppe der ungesättigten Säuren gibt, also von Säuren verschiedenen Sättigungsgrades. Es ist daher nötig, weitere Methoden anzuwenden, um die Frage zu beantworten, welche Säuren und in welcher Menge sie im Öle vorkommen.

Da hilft nun ausgezeichnet die Bromierungsmethode von Hehner-Mitchel. Nach der Auffassung der Autoren besteht das Leinöl aus einer Mischung von Glyzeriden gesättigter und ungesättigter Säuren.

Die gesättigten Säuren sind die Palmitin- und Miristinsäure, die ungesättigten Olein-, Leinöl-, Linolen- und Isolinolensäure. Zur Bestimmung der gesättigten Säuren habe ich die David'sche Methode angewendet.

Die Mischung der freien Fettsäuren löste ich in 10 cm³ Alkohol, fügte 50 cm³ konz. Ammoniak hinzu und ließ bei 13—14° C. lange Zeit stehen. Die anfänglich klare Lösung trübte sich und die Ammoniumseifen der gesättigten Säuren blieben in Suspension. Am Tage darauf wurde die Seife abfiltriert und nach David bearbeitet.

Nach dieser Methode geben:

0.953 g des Öls	1910 18. Juli	0.0506 g gesättigte Säuren	= 5.31 %
2.893 g „ „	1910 3. August	0.0694 g „ „	= 2,4 %

Zur Bestimmung der ungesättigten Säuren ist die Bleisalzmethode zu empfehlen. Die ungesättigten Säuren haben die Eigenschaft, in Äther lösliche Bleisalze zu geben. Der Niederschlag enthält also die Bleisalze der ungesättigten Säuren.

Die Bestimmung nach der Bleisalzäthermethode führt zu folgenden Ergebnissen:

Die Prozente der ungesättigten Säuren betragen am:

18. Juli:	3. August:	25. August 1910:
85.41	88.8.	88.3

Beide obengenannten Methoden sind nicht streng genau, doch fielen die Resultate mit beiden im selben Sinne aus: die Menge der gesättigten Säuren nimmt mit dem Reifen ab, die Menge der ungesättigten Säuren dagegen zu. Damit haben wir aber eine Antwort gefunden, warum die Jodzahl sich mit zunehmender Samenreifung vergrößert.

Die Bromierungsmethode gestattet einzelne ungesättigte Säuren zu isolieren und quantitativ zu bestimmen. Sie wurde bei der Mischung der Fettsäuren (Hehnerzahl) ausgeführt. Nach der oben

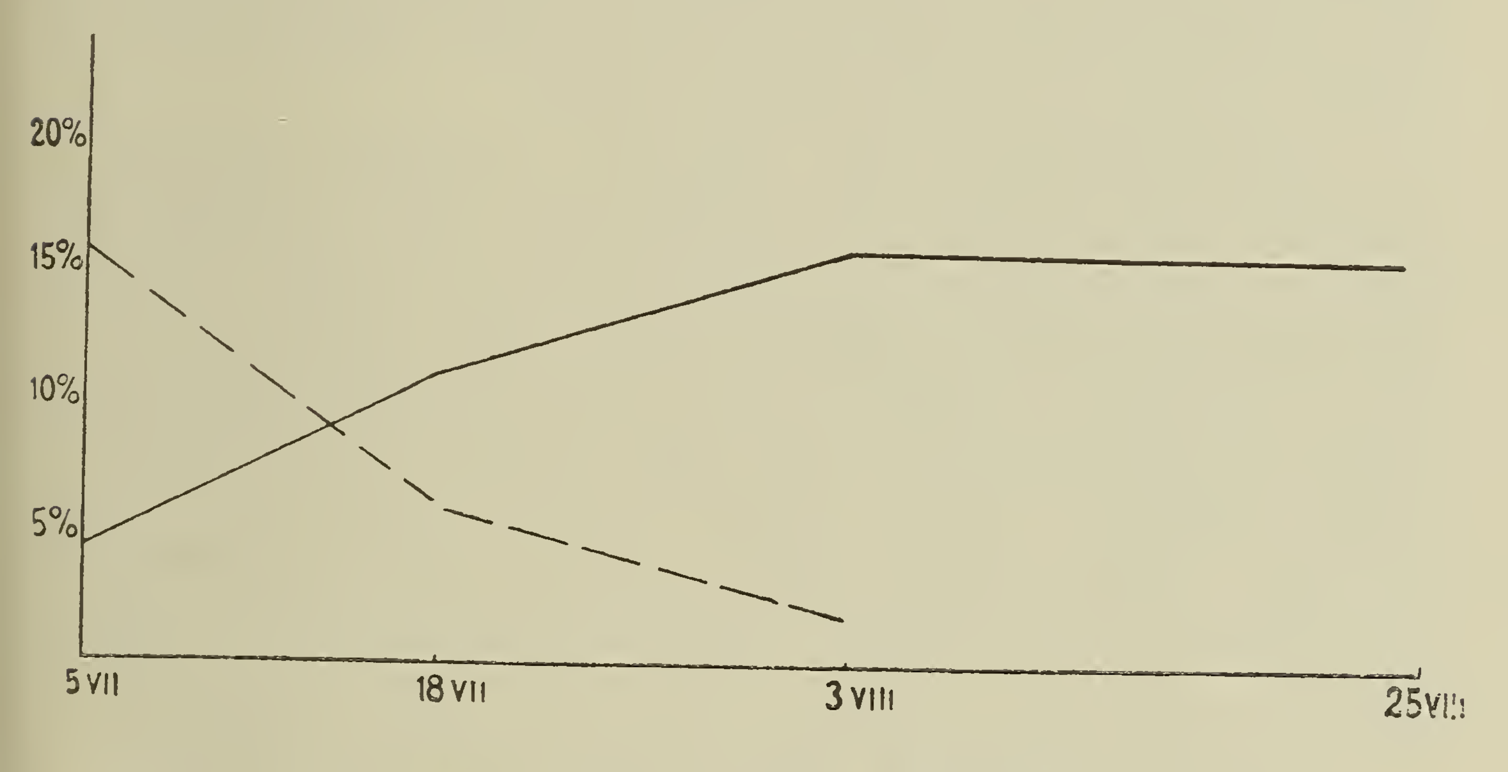


Diagramm No. 5. *Linum usitatissimum.*
Samen 1910.
— Menge von Linolensäure. ---- gesättigte Säure.

beschriebenen Methode von Hehner-Mitchel erhielt ich die folgenden Mengen:

Tabelle 6
über die mit der Bromierungsmethode gewonnenen Mengen ungesättigter Säuren.

	Hexabromid	Tetrabromid	Linolensäure	Leinölsäure	Olein- u. Isolinolensäure
I.	10.3	—	3.8	—	—
II.	37.0 37.0	6.88	12.2	3.21	70.0
III.	42.66	11.8	15.6	5.5	67.3
IV.	42.25 42.9	10.3	15.6	4.74	68.0

Die speziellen Details der Ölbildung springen aus Tabelle 6 sehr klar hervor. Sehr stark nimmt die ungesättigte Linolensäure

zu. Dagegen kann man bei der Leinölsäure keine so starke Vermehrung verzeichnen. Daher ist es klar, daß die zweite Antwort auf die Frage, warum die Jodzahl so bedeutend zunimmt, lauten muß: Die Jodzahl nimmt zweitens zu infolge der Zunahme der Linolensäure.

Diese Folgerung wird durch Diagramm 5 vorzüglich illustriert.

Nun wieder zur Tabelle 6 zurück: Die letzte Rubrik zeigt die annähernde Menge von Olein- und Isolinolensäure. Zum Vergleich sei erwähnt, daß nach Hazura und Grißner das Öl reifer Leinsamen 5 % Olein- und 65 % Isolinolensäure enthält.

Die genaue Untersuchung des Öls in den verschiedenen Reifestadien zeigt also, wie kompliziert der Vorgang der Ölbildung ist. In den ersten Stadien, in denen die Ölsynthese noch minimal ist, häuft sich eine Menge freie Fettsäuren an. Beim Leinsamen ist diese Anhäufung so gering, daß man nicht entscheiden kann, ob diese Fettsäuren gesättigt oder ungesättigt sind. Die Lösung dieser Frage verschieben wir auf andere Objekte.

Zweifellos nimmt bei der Reifung der Leinsamen die Menge der ungesättigten Säuren zu, während sich die der gesättigten vermindert. Daraus kann wohl gefolgert werden, daß die ungesättigten Säuren aus den gesättigten entstehen können. Dieser Vermutung widerspricht nicht die geringe Menge der gesättigten Säuren im Samen. Wissen wir ja doch, welche Rolle das Glyzerin bei der Fettsynthese spielt, und doch vermögen wir mit unseren Untersuchungsmethoden in den Samen nur geringe Spuren Glyzerins aufzufinden. Manche Autoren konnten überhaupt kein Glyzerin beim Keimen von Fettsamen entdecken und dennoch wissen wir heute, daß bei bestimmten äußeren Bedingungen, wie beim Erfrieren der Samen, nach den Untersuchungen von Witold Bialosunkia (1908) eine bedeutende Glyzerinanhäufung stattfindet.

Es ist aber interessant, noch auf ein Faktum bei der Ölsynthese hinzuweisen.

Die ungesättigten Säuren haben eine starke Affinität zum Sauerstoff. Wie wir oben sahen, hat Gerber (1897) gezeigt, daß die Intensität der Atmung in einer bestimmten Zeit stark nachläßt und die Menge des gebrauchten Sauerstoffs abnimmt. Wenn nun im Momente der intensivsten Bildung ungesättigter Säuren die Pflanze sehr wenig Sauerstoff braucht, so haben wir darin ein Faktum von großer Bedeutung zu sehen.

Die lebende Pflanze schafft sich gleichsam die günstigsten Bedingungen für die Bildung der ungesättigten Säuren. Darum wird das Bedürfnis an Sauerstoff, das diese Neubildung hindern könnte, minimal. Denn es ist gar keine Frage, daß die Bildung ungesättigter Säuren aus gesättigten einen großen Vorzug gegenüber der Entstehung ungesättigter Säuren aus Kohlehydraten hat: die Sauerstoffarmut der gesättigten Säuren gegenüber dem Sauerstoffreichtum der Kohlehydrate.

Dieser Erwägung widerspricht nicht das Vorkommen von Reaktionen mit entgegengesetztem Charakter. In der Technik ist ein Fall der Umwandlung einer ungesättigten in eine gesättigte

Säure bekannt: Oleinsäure wandelt sich[1]) beim Schmelzen mit Alkali in Palmitinsäure um nach der Formel:

$$C_{18} H_{34} O_2 + 2 KOH = KC_{16} H_{31} O_2 + KC_2 H_3 O_2 + H_2.$$

Nach unserer Meinung geht der Stoffwechsel im reifenden Samen von *Linum usitassimum* nach folgendem Schema vor sich:

Glukose (Kohlehydrat) ⟨ Glyzerin ——————————————————— ⟩ Glyzerid (Öl)
gesättigte Fettsäure ⟶ ungesättigte Säure

Die Untersuchung der Linumkapseln.

Nach der Arbeit von E. Schulze und E. Winterstein (1910) kommt der Untersuchung der Perikarpien eine große Bedeutung bei der Erkenntnis des Stoffwechsels und der Stoffumwandlung im reifenden Samen zu. Vom morphologischen Gesichtspunkte stellen diese Organe die Wegstrecken vor, in denen sich die Nährstoffe zu den Samen bewegen. Sie haben eine eigentümliche Form und eine streng begrenzte physiologische Funktion als Wiege der entstehenden Pflänzchen. Dabei ändert sich ihre Funktion je nach dem Reifestadium. Sie sind zunächst Nährstoffüberleiter, die den Samen aus den Stammteilen die notwendigen Stoffe zuführen, bis sie schließlich nichts anderes werden als mechanische Behälter für die Samen, die nun völlig „flügge" nur auf den ersten Wind warten, um sich aus ihrer schützenden Gefangenschaft zu befreien. Entsprechend der Veränderung der Rolle, die diese Organe spielen, verändert sich auch der ganze Habitus der Kapseln. Aus saftigen, an lebenden chlorophyllhaltigen Zellen wandeln sie sich in trockenes, totes Zellgewebe um.

Schon die chemische Zusammensetzung zeigt die Intensität des Nährstoffzuflusses zu den Samen.

Die Kapseln wurden durch Herausnehmen von den Samen befreit und in zwei Stadien, a) unreif am 16. August 1907 und b) reif am 13. September 1907 der chemischen Untersuchung unterworfen.

Tabelle 7.

Die Kohlehydrate der Linumkapseln.

	Trockensubstanz	Glukose	Rohrzucker	Pentosen	Methpentos.	Zellulose
a) unreif	70.36	5.56	3.126	15.018	2.69	29.87
b) reif	89.33	2.81	1.028	18.36	1.882	30.646

Die löslichen Kohlehydrate nehmen also stark ab. Vergleichen wir nun den Kohlehydratgehalt in den Kapseln und Samen im selben Zeitpunkte, so zeigt sich die wichtige Tatsache: Die Menge löslicher Kohlehydrate ist zur selben Zeit in den Kapseln größer als in den Samen.

[1]) Leukowitsch, Sh., Chem. Technologie. 1905. — Hefter, Sh., Technologie der Fette. Bd. 3. 1910.

Die Tabelle No. 7 gestattet uns zu erklären, warum die Nährstoffbewegung in der Richtung auf die Samen vor sich geht.

In den benachbarten Gewebeteilen befinden sich Lösungen von verschiedenem Sättigungsgrade. Die Diffusion strebt die Lösungen auszugleichen und Gleichgewicht herzustellen. Dieses Gleichgewicht wird nun ständig gestört durch den Zufluß neuer Nährstoffdosen aus dem Stamm. Die saftreichen wasserhaltigen Samen, besonders die der ersten Entwicklungsstadien, „entziehen", wie Puriewitsch sagt, dem Stamm und den Kapseln „ihre Vorräte an Nährstoffen", indem sie die zufließenden Verbindungen in die unlösliche Form bringen. Es ist klar, daß zwar theoretisch nicht, wohl aber praktisch die Entleerung der Stammvorräte eine sozusagen vollkommene ist.

In der Periode der vollständigen Reifung sind die Kapseln sehr reich an Pentosanen und Zellulose, die allerdings keine Rolle als Nährstoffe spielen und im Stoffwechsel lediglich als Abfälle zu betrachten sind.

Tabelle 8.
Stickstoffhaltige Substanzen in Linumkapseln im Ätherauszug.

	Gesamt-N	N-Eiweiß	N d. Amidosubst.	Eiw.-N / Gesamt-N.	Eiweiß	Fett	Trock. Subst.
unreif	2.083	1.362	0.7169	65.4	8.51	9.157	70.36
reif	1.741	1.312	0.4268	75.3	9.20	5.302	89.33

Es fließen also auch die löslichen Amidosubstanzen vom Stamm zu den Samen und wandeln sich da in Eiweißsubstanzen um. Die Nichtproteine sind in der Kapsel stärker vertreten als im Samen [24.7 : 7.3 % (Samen)]. Der Ätherauszug enthält viele Beimischungen.

Die vegetativen Teile von *Linum usitatissimum* in verschiedenen Entwicklungsphasen.

Material: Die ganze Pflanze — Stamm, Blätter und Wurzel.

1. Stadium: 2 Wochen alte Pflanzen.
2. „ 5 „ „ „
3. „ 6 „ „ „ noch ohne Blumenknospe.
4. „ 8 „ „ „ in der Blütezeit.

Tabelle 9.
Die Kohlehydrate der vegetativen Teile von *Linum usitatissimum*.

	Glukose	Rohrzucker	Stärke	Pentosane	Zellulose	Trockensubstanz.
I.	—	—	—	—	20.168	13.25
II.	0.1821	0.8483	4.6471	—	31.62	15.20
III.	—	—	—	17.315	36.547	14.30
IV.	1.189	3.712	6.4631	16.59	39.34	31.77

Tabelle 10.

Die Stickstoffverbindungen der vegetativen Teile von *Linum usitatissimum.*

	Ätherauszug	Trockensubstanz	Gesamt-N	Eiweiß-N	N d. Amidoverb.	Eiweiß
I.	5.562	13.25	3.803	2.74	1.063	17.125
II.	4.438	15.20	2.8142	2.0356	0.7786	12.7223
III.	3.6605	19.30	2.0523	1.314	0.7383	8.2125
IV.	—	31.77	1.3737	1.1682	0.2055	7.3013

Aus der Tabelle 9 ersehen wir, daß beim Wachstum bloß eine Anhäufung der Kohlehydrate stattfindet, so daß wir sagen

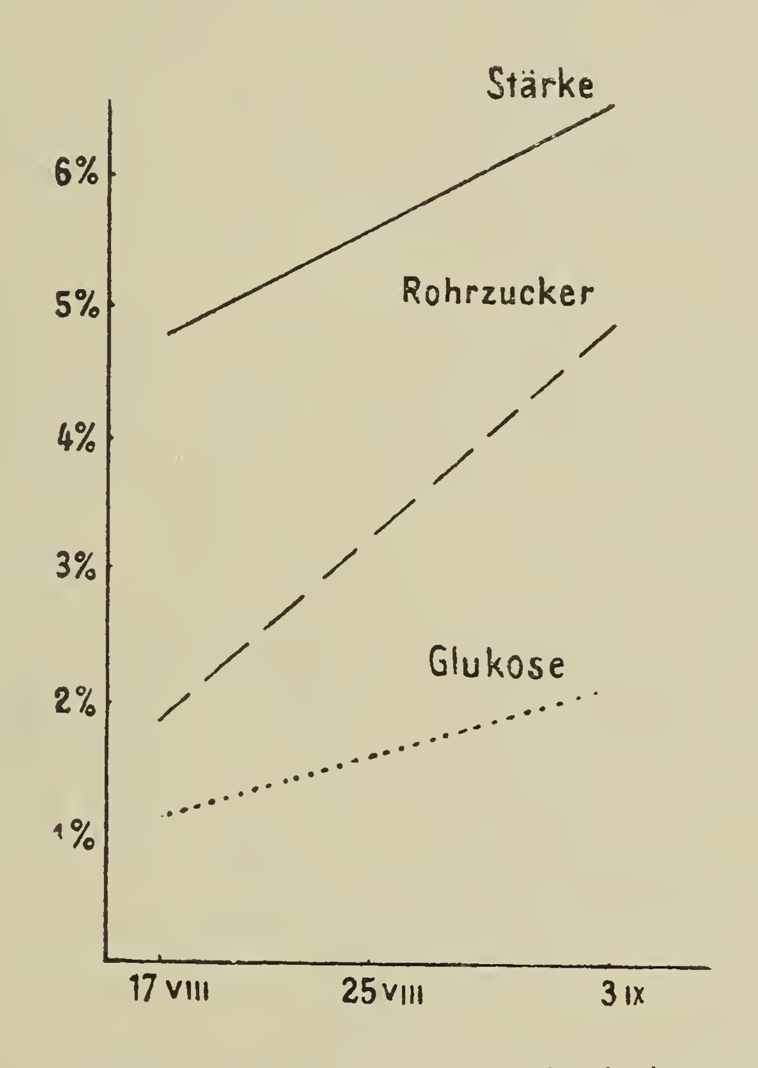


Diagramm No. 6. *Linum usitatissimum.*
Vegetative Teile. Zunahme von Kohlehydraten. 1910.

können: die Ölpflanzen sind in ihren vegetativen Partien bis zur Blütezeit Kohlehydratpflanzen. Die Eiweißabnahme muß man sich zu erklären versuchen: sie ist eine bloß relative. Denn bei der Anhäufung der „toten" Gewebe muß es zu einer scheinbaren Verminderung der Eiweißmenge kommen.

Der Ätherauszug aus den vegetativen Teilen ist sehr reich an Beimischungen. So geben 380 g Leinpflanzensubstanz vom I. Stadium bei der Extraktion ein ganz schwarzes Extrakt, das eine große Menge einer wachsartigen Substanz charakteristischen Geruches enthält.

Die Jodzahl der Öle aus den vegetativen Teilen:

I. . .	132.2
II. . .	31.4
III. .	nicht bestimmbar.

Danach enthält das Öl ungesättigte Säuren. Es wäre nun noch interessant, nachzusehen, ob eine Beziehung zwischen dem Öle der Samen und dem der vegetativen Teile besteht.

Die Untersuchungen von F. Power und Salvay (1910) über das Öl der Kürbis- und Melonensamen enthalten in dieser Beziehung einen Beleg. Die Samen enthalten Palmitin-, Stearin-, Olein- und Linolensäure. Die Samenschalen enthalten dieselben Säuren und die Arachinsäure. Die gleichzeitige Anwesenheit derselben Säuren in den Samen und Schalen oder, wie wir es sahen, in den Samen und in den vegetativen Teilen ist von großer Bedeutung für die Frage nach dem Orte der Ölbildung in der Pflanze. Wir können aus den angeführten Tatsachen schließen, daß sich das Öl in jeder Pflanzenzelle bilden kann: die Zellen der Samen und vegetativen Teile von Fettpflanzen sind typische und spezifische Ölbildner.

Ich frage jetzt, ob das ganze Öl der Samen im Samen selbst entsteht oder ob eine Menge des Öls den Samen aus dem Stamm oder anderen Pflanzenteilen zufließt. Ehe wir aber auf die Beantwortung dieser Frage eingehen, wollen wir uns umsehen, was über das Wandern der Öle bei Pflanzen und Tieren bekannt ist.

Das Einsaugen von Fett im tierischen Organismus ist eine gut erklärte Erscheinung. Die Tierphysiologie besitzt eine Theorie von Pflüger (s. Abderhalden 1909), welche lehrt, daß sich die Ölmoleküle unter Mitwirkung der Galle in ihre Komponenten, in Glyzerin und Fettsäure zerspalten. Die Fettsäure bildet mit den Salzen der Galle Natronseife, die in Wasser und auch in Galle sehr leicht löslich ist. Die Löslichkeit der Seife bringt es nun mit sich, daß sie vom Organismus aufgesaugt wird.

Auf botanischer Seite hat R. H. Schmidt (1891) eine Theorie veröffentlicht, die der Pflügerschen sehr ähnlich ist. Zahlreiche Versuche von Schmidt mit Keimlingen von *Pisum sativum, Helianthus annus, Ricinus communis* usw. zeigen, daß freie Fettsäuren und Öle, die nicht ganz neutral sind, durch die pflanzliche Zellulosewand einzudringen vermögen. Der Autor hat die Aufnahme der Öle nach einigen Stunden auf Querschnitten, die zehn und mehr Zentimeter voneinander entfernt waren, nachgewiesen. Neutrale Öle haben diese Fähigkeit nicht und erhalten sie auch im Laufe von fünf Tagen nicht.

Nach der Meinung R. H. Schmidts bilden die freien Säuren mit den Aschenbestandteilen Seife. Die Anwesenheit der freien Fettsäuren ist nach Pflüger und Schmidt die absolute Vorbedingung für die Ölwanderung.

Die gleichzeitige Anwesenheit derselben Fettsäuren in allen pflanzlichen Geweben befestigt daher, im Lichte der Theorie von R. H. Schmidt betrachtet, unsere Vermutung, daß ein partielles

Überfließen der Öle aus vegetativen Pflanzenteilen in die Samen stattfindet.

Die Resultate der Untersuchung von *Linum usitatissimum.*

Im Leben der Leinpflanze kann man zwei typische Phasen unterscheiden: I. die bis zum und II. die nach dem Blühen.

In Phase I häuft die Pflanze Kohlehydrate in den Stammteilen auf, die für die Entwicklung der Samen in der Phase II als Reserve dienen. Die Anhäufung in Phase I behufs Reserve ist unvermeidliche Vorbedingung zur Lebensunterhaltung der Pflanzen, da die Assimilationsorgane bald nach dem Blühen anfangen abzusterben.

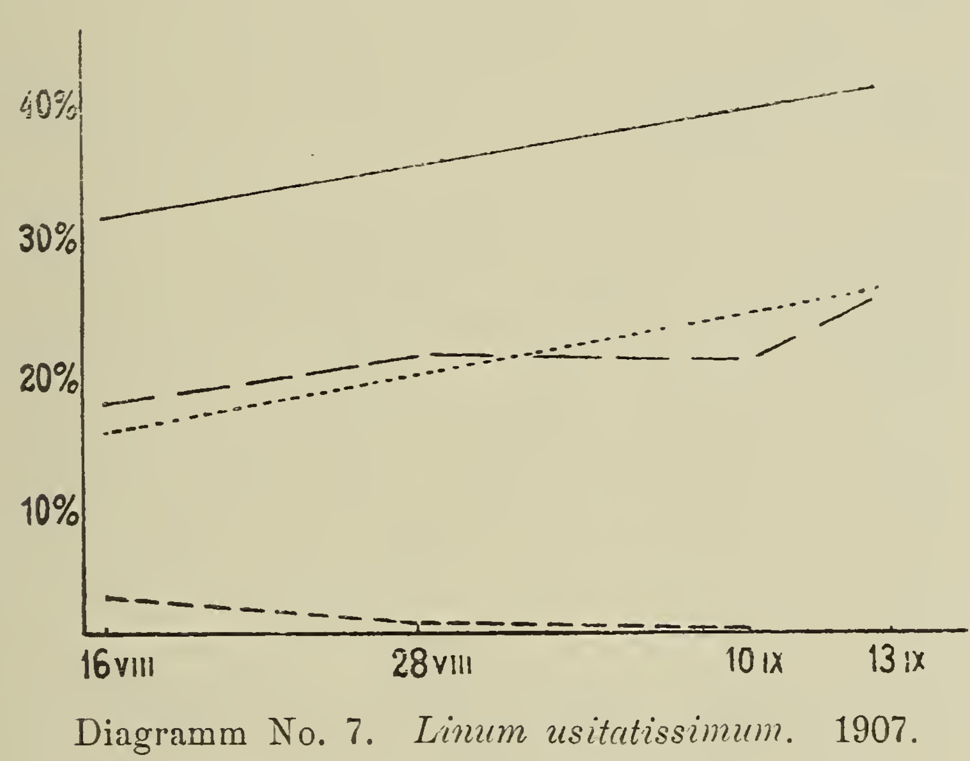


Diagramm No. 7. *Linum usitatissimum.* 1907.

——— Öl. — — Eiweiß. – – – – Glukose. } in den Samen.
.... Pentosane in Kapsel.

Das Hauptreservematerial der Phase II ist das Öl. Das Leinöl bildet sich in den Samen allmählich, und zwar fällt das Maximum des Ölbildungsvorganges in die Mitte des Zeitraumes von der Blüte bis zur Reife.

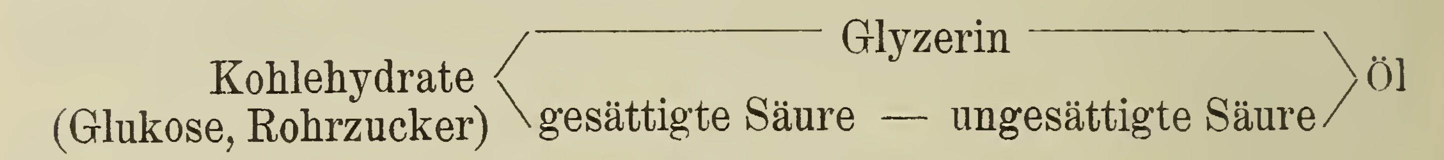
Das Leinöl ist in den verschiedenen Reifestadien der Samen nicht gleich, da mit dem Alter die ungesättigten Säuren stets zunehmen, ein Umstand, der mit der Jodzahl leicht kontrolliert werden kann.

Für das Leinöl ist es sehr charakteristisch, daß die Säurezahl stets sehr klein ist. Demgemäß unterscheidet sich auch die Verseifungszahl, die die Summe aus Äther- und Säurezahl darstellt, nicht wesentlich von der Normalzahl.

Sehr wahrscheinlich ist es, daß die ungesättigten Säuren der Samen aus den gesättigten entstehen.

Das einzige für die Ölbildung inbetracht kommende Material ist die aus den Stammteilen zufließende Menge von Kohlehydraten und zwar Glukose und Rohrzucker.

Damit können wir das Schema für den Vorgang der Ölbildung in Samen erweitern. Wir können uns vorstellen, daß dieser Vorgang sich folgendermaßen abspielt:



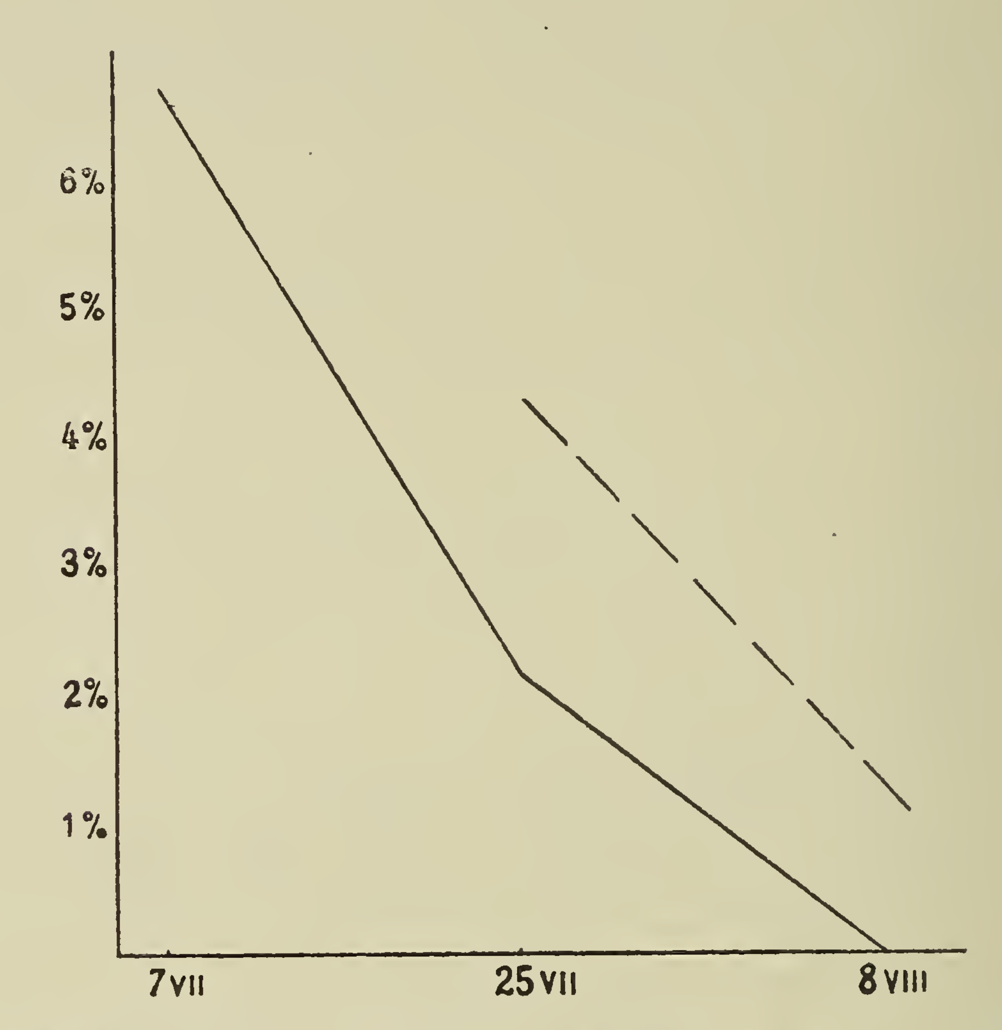


Diagramm No. 8. *Brassica Napus oleifera.* Samen. 1908.
________ Glukose.
____ ____ Rohrzucker.

B. Der Reifungsvorgang bei Samen von Brassica Napus oleifera (Raps, Colza).

Material des Jahres 1908:

1) *ausgesät am 20. V., gesammelt am 7. VII., oben Blüten, unten Schötchen, beinahe normaler Größe. Die Samen hell und saftig.
2) wie 1) gesammelt am 25. VII. Die Samen unreif, grün, undurchsichtig.
3) wie 1) gesammelt am 8. VIII. unreife Samen.
4) wie 1) gesammelt am 25. VIII. reife Samen.

Im ersten Stadium war die Loslösung der Samen unvollständig, bei 2, 3 und 4 kamen nur Samen (also reines Samenmaterial) zur Analyse.

Tabelle 11.

Kohlehydrate des Rapssamens.

	Trockensubstanz	Glukose	Rohrzucker	Pentosane	Zellulose
1. Stadium	30.05	6.7572	—	13.59	24.18
2. "	44.66	2.313	4.345	—	—
3. "	72.41	Spuren	1.1908	5.020	13.53
4. "	88.02	0.00	—	4.870	13.40

Das Verschwinden der Glukose und die Verminderung der Rohrzuckermenge sprechen für deren starken Verbrauch. Der Rohrzucker liefert vielleicht die Monosaccharidenmenge im Stamme und im Samen setzt sich dieser Vorgang fort.

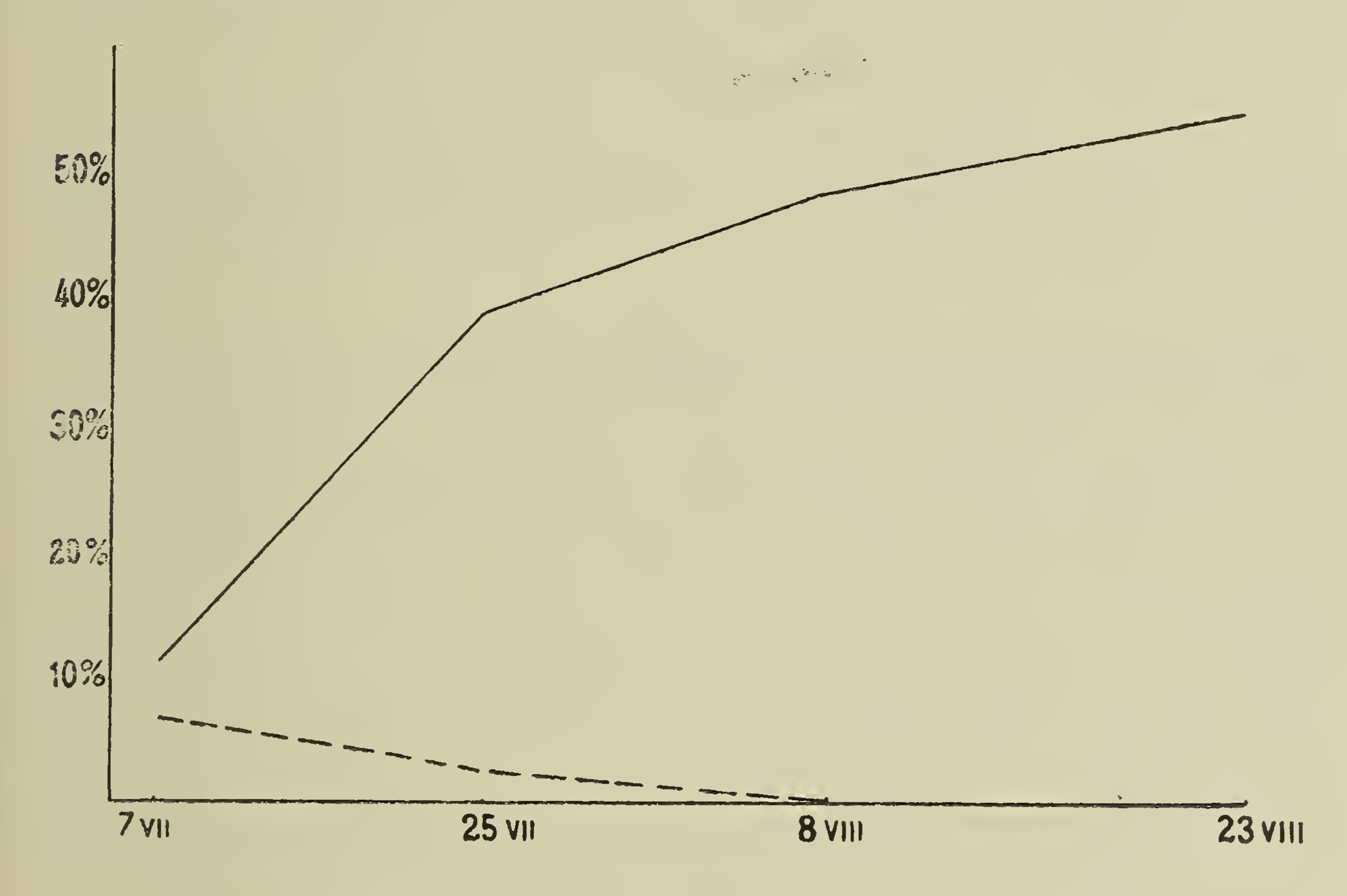


Diagramm No. 9. *Brassica Napus oleifera.* Samen. 1908.
______ Öl.
_ _ _ Glukose.

Diagramm 8 zeigt anschaulich die Abnahme der beiden Kohlehydrate beim Reifen des Rapses.

Die Menge von Pentosanen und der Zellulose auf den verschiedenen Reifestadien der Samen wird durch Tabelle 11 sehr anschaulich. Wir können uns nun wie bei der Untersuchung des Leinsamens überzeugen, daß sich die verschiedenen Teile des Samens ungleichmäßig entwickeln. Die Pentosanmenge vermehrt sich beim Reifungsprozeß nicht. Sie müssen sich in jenen Teilen anhäufen, die als mit bestimmter Funktion betraute Organe zunächst fertig ausgebildet werden. Es handelt sich da um das Gewebe der Testa, das die Lieferung der Nährstoffe sichert, wenn sich die Kotyledonen noch im embryonalen Zustande befinden. Nur wenn diese Vermutung richtig ist, können wir verstehen, warum die Anhäufung

der Nährstoffe in den Kotyledonen beim Reifungsprozeß mit einer Verminderung der Pentosanmenge verbunden ist. Die Untersuchung der Schale belehrt auch über die Unbrauchbarkeit der Pentosanen als Nährstoffe. Wir haben zwei Stadien III. unterschieden: a) reif und b) unreif. Mit der Abnahme der Nährstoffe, mit ihrer Überführung in die Samen nimmt die Menge der Pentosane zu. Die Pentosane lagern sich in dem Schutzgewebe ab.

Tabelle 12.

Über das Verhältnis von Pentosanen und Zellulose bei reifen und unreifen Rapssamen.

		Pentosane	Zellulose	Verhältnis P.:Z.
1908.	III. Stadium	5.02	13.53	0.37
	IV. „	4.87	13.4	0.365

Es ist interessant, daß das Verhältnis beider unlöslicher Kohlehydrate im Laufe des ganzen Reifungsprozesses dasselbe bleibt.

Tabelle 13.

Stickstoffhaltige Substanzen in den Rapssamen und Rapsschötchen.

	Samen				Schoten			
	Gesamt-N	Eiweiß-N	Amido-subst.-N	Eiweiß	Gesamt-N	Eiweiß-N	Amido-subst.-N	Eiweiß
I.	2.48	—	—	—	—	—	—	—
II.	—	—	—	—	—	—	—	—
III.	3.17	2.56	0.61	16.00	1.90	1.04	0.86	6.50
IV.	3.28	2.52	0.76	15.750	0.44	0.34	0.10	2.125

Die löslichen Amidosubstanzen nehmen in den Schoten stark ab. Die Proteinsubstanzen fließen allmählich in die Samen über.

Tabelle 14.

Über das Rapsöl in verschiedenen Reifestadien der Samen.

1907.	Trocken-substanz	Prozent d. Öls	Färbung	Säure-zahl	Verseif.-zahl	Reich. Meißl-Z.	Hehner-zahl	Jod-zahl
7. VII.	30.05	10.017	dunkel	74.31	210.3	—	—	—
25. VII.	44.66	37.55	„	16.05	213.1	2.405	91.65	99.98
8. VIII.	72.41	48.33	„	13.88	—	2.8	95.8	95.31
23. VIII.	88.02	49.940	„	9.4	202.8	1.028	94.96	97.5

Die Schötchen enthalten nur eine geringe Menge von Öl:

III. Stadium 3.23 %.
IV. „ 2.01 %.

Aus dem Diagramm 9 ersehen wir, daß die Kurven der Kohlehydratabnahme und der Ölanhäufung nach entgegengesetzter Rich-

tung gehen. Die Hauptperiode der Ölbildung dauert beinahe 30 Tage, vom 7. VII. bis 8. VIII. und fällt in die Mitte des ganzen Reifungsprozesses.

Wie die obige Tabelle 15 lehrt, ist die Säurezahl des ersten Stadiums (unreine Samen) sehr groß, die der reinen Samen dagegen um ein Bedeutendes niedriger. Die Säurezahl variiert stark und da ihre Variationen die Verseifungszahl stark beeinflussen, sehen wir auch eine mit der Abnahme der Säurezahl Hand in Hand gehende Abnahme der Verseifungszahl.

Die Reichert-Meißl'sche Hehnerzahl ist nicht charakteristisch.

Die Jodzahl nimmt sehr schwach ab. Es ist bekannt, daß eine Abnahme der Jodzahl nur beim Keimen stattfindet.

Im nächsten Jahre wiederholte ich den Versuch und erhielt dabei die folgenden Werte für die Jodzahl:

I. unreife, wässerige Samen	Jodzahl	97.05
II. unreife Samen	„	95.60
III. reife Samen	„	97.5

Die Jodzahl bleibt sich also beim Reifungsprozeß beinahe gleich.

Da die hohe Säurezahl auf die Jodzahl gar keinen Einfluß hat, so erhellt daraus, daß die freien Säuren gesättigt sind. Die ersten Säuren, die in den Samen aus den Kohlehydraten entstehen, sind also gesättigte Säuren. Aus der nächsten Tabelle werden wir ersehen, daß in reifen Samen der Gehalt der gesättigten Säuren nur gering ist, woraus unsere Vermutung von der Umwandlung von gesättigten in ungesättigte Säuren im Samen neue Nahrung gewinnt. Nach Talman und Munson enthält Rapsöl von gesättigten Säuren bloß 1.02 %; Eruca- und Rapinsäure, Isomere zur Oleinsäure, und die in geringer Menge vorhandene Linolensäure sind ungesättigte Säuren.

Tabelle 15.

Säuregehalt der Rapssamen.

1907,	Trockensubst.	Gesättigte Säuren	Eruca- u. Rapinsäure	Linolensäure
I.	—	—	—	—
II.	44.66	1.67	88.78	1.14
III.	72.410	—	—	0.249
IV.	88.020	1.20	93.06	0.70

Die Identifizierung des Hexabromids der Linolensäure gelingt gut. Der aus Äther ausfallende weißgelbliche Niederschlag ist in siedendem Benzol schwer löslich. Beim Erkalten fällt er wieder aus. Schmelzpunkt 177—178°.

Die Prüfung auf Leinölsäure fiel negativ aus.

Die Tabelle 15 lehrt also, daß die Zusammensetzung des Rapsöls auf verschiedenen Reifestadien nahezu gleich bleibt.

C. Der Reifungsvorgang der Hanfsamen. Cannabis sativa.

Ausgesät 1907.

1) 1. VI.; gesammelt 17. VIII. Samen 2 Wochen nach der Blüte.
2) 1. VI.; gesammelt 28. VIII. Unreife Samen.
3) 1. VI.; gesammelt 13. IX. Nicht ganz reife Samen.

Tabelle 16.

Die Kohlehydrate der Samen von *Cannabis sativa* in verschiedenen Reifestadien.

	Trockensubst.	Glukose	Rohrzucker	Pentosane	Zellulose	Pent./Zell.
17. VIII.	43.340	Spuren	0.878	17.030	25.19	0.67
28. VIII.	58.350	„	0.973	11.570	17.84	0.64
13. IX.	83.64	„	—	8.53	15.74	0.54

Die Tabelle 16 wiederholt, was schon früher gesagt wurde: Die Spuren von Glukose sprechen für deren starken Verbrauch. Zwischen beiden unlöslichen Kohlehydraten besteht stets das gleiche Verhältnis. Bezüglich des Ortes, wo sich die Pentosane anhäufen, läßt sich dasselbe sagen, was wir schon bei Lein und Raps erklärten: die Pentosane häufen sich während der ersten Reifestadien in der Samentesta an.

Tabelle 17.

Die N-haltigen Verbindungen des Hanfs.

	Trockensubst.	Gesamt-N	Eiweiß-N	Eiweiß-N /Gesamt-N	Eiweiß	N. d. Amido-verbind.
I.	43.34	3.698	2.230	60.3	13.9375	1.458
II.	58.35	4.3978	4.0579	92.40	25.3619	0.3399
III.	83.64	4.2085	4.011	95.3	25.6875	0.1975

Die Menge der Amidosubstanzen vermindert sich schnell. Die Menge der Proteinsubstanzen vermehrt sich stark. Es findet in den reifenden Samen eine intensive Proteinbildung statt. Das Verhältnis zwischen Protein- und Amidosubstanzen nimmt konstant zu.

Tabelle 18.

Das Hanföl.

	Trockensubst.	Öl	Säurezahl	Verseifgsz.	Reich. Meißlz.	Hebnerz.	Jodz.
I.	43.34	15.37	5.81	222.7	0.99	92.87	152.18
II.	58.35	27.082	2.49	222.7	0.913	95.69	153.6 157.6
III.	83.64	33.50	2.72	229.1	1.158	95.46	151.1 156.1

Sehr charakteristisch ist die geringe Säurezahl. Dementsprechend variiert die Verseifungszahl fast nicht. Auch die Jodzahl variiert schwach. Das Hanföl lagert sich analog dem Rapsöl

im Samen in der Form ab, in der es im reifen Samen nachgewiesen wird. Das genauere Studium, insbesondere die Nachprüfung der Jodzahl, befestigen diesen Schluß.

Die gesättigte Säure des Hanföls ist die Palmitinsäure, die vornehmlich vertretene die Leinölsäure $C_{18} H_{32} O_2$. Die Beimischungen von Linolen- und Isolinolensäure sind unbedeutend.

Die Untersuchung der gesättigten Säuren nach der Methode von David (1909) und der ungesättigten Säuren nach der Bromierungsmethode führt zu folgendem Resultate:

Tabelle 19.

Die Fettsäuren des Hanfsamens.

	gesättigte Säure	Linolensäure	Leinölsäure	
II. 28. VII.	0.831	3.90	90.00	(ungefähr)
III. 13. X.	0.660	3.65	91.00	„

In Petroläther entsteht ein sehr reichlicher weißer Niederschlag des Tetrabromids der Leinölsäure. Schmelzpunkt des Hexabromids = 177—179° C.

D. Der Reifungsvorgang beim Sonnenblumensamen.

Helianthus annuus.

Ausgesät am 1. Juni 1907, gesammelt am 17. u. 28. August u. 10. Okt.

Tabelle 20.

Analyse der Sonnenblumensamen.

	Glykose	Rohrzucker	Pentosane	Zellulose	Öl
unreif 1. V. bis 17. VIII.	7.214	Spur	19,806	32.467	19.513
unreif 1. V. bis 28. VIII.	2.914	0.486	15.78	30.919	24.302
unreif 1. V. bis 10. IX.	1.010	0.138	13.148	25.054	31.953

Die Tabelle 20 bekräftigt die früher gezogenen Schlüsse über das Verschwinden des Traubenzuckers beim Reifen und über die Ablagerung von Pentosanen im Testa-Gewebe. Weitere Untersuchungen von Öl fehlen leider.

E. Der Reifungsvorgang beim Mohnsamen.

Papaver somniferum.

Die Untersuchung der vegetativen Teile zeigt, daß sich in den Stammteilen zur Blütezeit Kohlehydrate, und zwar Glukose, Rohrzucker und Stärke ablagern. Für drei aufeinander folgende Stadien fanden wir folgendes:

			Glukose	Rohrzucker	Stärke
I.	Stadium.	Knospe gesenkt	1.935	0.336	4.157
II.	„	Stengelteile einige Tage nach der Blüte	3.382	0.605	3.522
III.	„	do. 2—5 Wochen nach der Blüte	1.694	0.809	3.505

Daß die Vorführung der Nährstoffe in die Samen bereits begonnen hat, kann man an der Glukose und der Stärke sehen. Die Ölmenge ist nicht sehr groß. Es zeigt sich aber, daß der Ätherauszug aus den vegetativen Teilen eine große Menge von Beimischungen enthält. Die Ölmenge ist niedriger als die gefundenen Zahlen:

I. 5.22 %
II. 2.68 %
III. 2.65 %

Die Proteinsubstanzen häufen sich in den Stammteilen des Mohns und fließen in die Samen als lösliche Amidoverbindungen über.

Tabelle 21.
Stickstoffverbindungen des Mohnsamens.

	Gesamt-N	Eiweiß-N	Proteinsubstanzen
I.	3.21	2.88	18 %
II.	1.48	1.22	7.625 %
III.	1.53	1.24	7.750 %

Die Untersuchung der Mohnsamen. Material von 1907 und 1910.

1910. 1. ausgesät am 11. VII.; gesammelt am 24. VII. Die Samen weiß, wässerig.
2. „ „ „ „ „ 3. VIII. Die Samen unreif, braun.
3. „ „ „ „ „ 25. VIII. Reife Samen.

Tabelle 22.
Die Kohlehydrate des Mohnsamens. 1910.

	Glukose	Rohrzucker
1.	0.301	0.5211
2.	—	1.3788
3.	Spuren	1.4542

Das Öl wurde in beiden Jahren, 1907 und 1910, untersucht.

1907. Das Material wurde in der Spanne vom Blühen bis zum Reifen in 5 verschiedenen Stadien gesammelt.

Tabelle 23.
Analyse des Mohnöls des Materials von 1907.

	Öl in %	Säurezahl	Verseifungszahl	Hehnerzahl	Jodzahl
I.	4.6132	—	—	—	—
II.	37.00	46.19	222.3	93.4	127.2
III.	43.4	9.18	220.91	—	126.1—127.8
IV.	45.56	8.093	214.75	95.9	126.7—128.7
V.	48.5	19.2	216.55	95.6	127.5—128.6

Verändert wird nur die Säurezahl. Die Jodzahl bleibt im Verlaufe des ganzen Reifungsprozesses unverändert. In diesem

Falle hat die weitgehende Variation der Säurezahl auf die Jodzahl keinen Einfluß. Danach ist der Schluß berechtigt, daß die freie Säure zu den gesättigten gehört.

In den späteren Reifestadien vergrößert sich die Säurezahl wieder. Der mitgeteilte Wert ist ein Mittelwert aus vier Bestimmungen. Aus der obigen Tabelle geht hervor, daß das Mohnöl in allen Stadien in seiner Zusammensetzung unverändert bleibt.

Doch wäre dieser Schluß nicht ganz berechtigt, weil die Untersuchung des Jahres 1910 mit ihm in einem kleinen Widerspruch steht.

Tabelle 24.

Analyse des Mohnöls des Materials von 1910.

	Öl in %	Säurezahl	Verseifungsz.	Reich.-Meis.-Z.	Hehnerz.	Jodz.
I.	38.00	58.458	177.7	1.72	—	117.2
II.	46.782	17.71	178.4	0.42	94.9	130.9—132.7
III.	47.56	5.1	183.0	0.515	94.8	131.6—134.5

Die Jodzahl nimmt also nach dieser Tabelle zu.

Wir wenden uns nun zu der Untersuchung der Komponenten des Mohnöls. Die gesättigten Säuren habe ich nur im Stadium der Reife untersucht; ihre Menge war 6 %. Nach Hazura sind die ungesättigten Säuren, die im Mohnsamen vorkommen, Olein-, Leinöl- und Linolensäure, von denen die erste mit 30 %, die zweite mit 65 % und die dritte mit 5 % vertreten ist.

Obgleich Hazura das Gegenteil behauptet, gelingt die Hexabromidprobe sehr gut. Ich bekam einen weißen Niederschlag, schwach löslich in siedendem Benzol mit dem Schmelzpunkt 176°. Die Tetrabromidprobe in Petroläther ist besonders hübsch. Beim Stehen bilden sich schöne schneeweiße Kristalle (Drusen) des Tetrabromids $C_{18} H_{32} O_2 Br_4$. Die Oleinsäure wurde als die Differenz aus der Mischung der gesättigten Säuren berechnet.

Tabelle 25.

Säuren des Mohnsamens.

1910.	Linolensäure	Leinölsäure	Olein + gesättigte Säure
I.	0.275—0.288	57.33	35.58
II.	—	—	—
III.	0.55	60.1	33.7

Die schwache Variation in der Menge der ungesättigten Säuren erklärt das Wachsen der Jodzahl beim Reifen. Zur vollständigen Charakterisierung jedes Öles sind die detailierten Bestimmungen unbedingt nötig.

Tabelle 26.

Über die Untersuchung der Mohnkapseln des Materials 1910 ohne Samen. Das Material von drei verschiedenen Stadien wie oben.

	Die Pentosane	Die Zellulose	Pentosane/Zellulose
I.	9.01	19.58	0.46
II.	18.44	35.60	0.518
III.	22.37	39.69	0.56

Die große Menge der Pentosane in dem Organe, das die Schutzrolle des reifenden Samens übernimmt und als toter Behälter zum Ausstreuen der Samen dient, weist klar darauf hin, daß die Pflanze vermeidet, die Pentosane in den Stoffwechsel einzubeziehen.

In den zwei Lebensperioden, vor und nach der Blüte, häufen einjährige Pflanzen oft sehr verschiedene Reservestoffe auf.

Wenn wir den ganzen Lebenslauf der Ölpflanzen mit weitem Blicke übersehen, erkennen wir die Kohlehydrate als Übergangssubstanzen zur Ölbildung. Sie lagern sich vor dem Blühen in den Stammteilen ab und verschwinden mit der beginnenden Ölbildung. Die Kohlehydrate — Glukose, Rohrzucker und Stärke haben vor den Proteinsubstanzen viele Vorzüge beim Ölbildungsprozeß. Denn diese verhalten sich dabei ganz passiv. Alle komplizierten Kohlehydrate gehen bei der Hydratation in Glukose über, die die beste und passendste Form für die Ölbildung darstellt.

Die Umwandlung der Glukose in Öl ist ein sehr wichtiger, physiologischer Prozeß. Beim Reifen der Samen stellt die Pflanze ein System dar, auf dessen einem Ende — in den Stammteilen nämlich — die Bildung von Kohlehydraten in löslicher Form stattfindet. Der Zellsaft erscheint von diesen löslichen Verbindungen gesättigt. Auf dem anderen Ende des Systems — das wäre also in den Samen — findet eine andere Umwandlung statt: es wird die wasserlösliche in eine wasserunlösliche Form gebracht. Die osmotisch wirksamen Substanzen verlieren ihre osmotischen Kräfte in den Samen. Damit erscheint aber das Gleichgewicht gestört, weshalb die Diffusion die osmotischen Unterschiede auszugleichen strebt. Kurz, solange nicht die Reservestoffe auf dem einen Ende des Systems ganz verbraucht sind, muß eine Störung des osmotischen Gleichgewichtes nebeneinander liegender Gewebekomplexe eintreten. Es herrscht ein osmotisches Gefälle von dem einen Ende des Systems zum anderen. In der Überführung der löslichen Verbindungen in solche unlöslicher Form liegt eine vorzügliche Anpassung der Pflanze, die darauf abzielt, den gesamten Nährstoffvorrat aus den Stammteilen in die Samen zu überführen. Deshalb sehen wir auch, daß die Hauptmasse der Nährstoffe in allen Samen in Wasser unlöslich ist wie Proteinsubstanzen, Öle und Stärke.

Schluß.

Die vorliegende Arbeit weist einen Zusammenhang zwischen Kohlehydraten und höheren Fettsäuren nach.

I. Es gibt beim Reifen ölhaltiger Samen eine Periode der intensivsten Ölbildung, die bei *Linum, Brassica* u. s. w. eine Mitte der gesamten Periode der Entwicklung der Samen aufnimmt. Die ersten Säuren, die in den Samen aus den Kohlehydraten entstehen, sind gesättigte Säuren, was daraus hervorgeht, daß die nachgewiesenen Säuren in allen untersuchten Objekten fast keinen Einfluß auf die Jodzahl haben.

II. Sind nun diese zunächst gebildeten Säuren niedere oder höhere Glieder der Fettsäurereihe? Meiner Meinung nach höhere. Denn sie sind nicht flüchtig, was wir klar aus der Reichert Meißl'schen Zahl ersehen. Da die Variationen der Säurezahl keinen Einfluß auf die Reichert-Zahl haben, nehmen flüchtige zwischen den freien Säuren nur eine ganz bescheidene Rolle ein.

III. Die Säurezahl variiert in den ersten Reifestadien der verschiedenen Öle sehr stark. Ihr Wert hängt von der Natur der Pflanze ab. Sehr niedrig fällt sie bei Lein und Hanf aus.

IV. Existiert nun eine bestimmte Aufeinanderfolge der verschiedenen Säuren, die im Öl auftreten, oder ist die Glyzeridemischung ganz zufällig? Mir scheint, daß der Reichtum des Öles an so verschiedenen Säuren den besten Beleg für die Existenz einer solchen Aufeinanderfolge darstellt.

Festgestellt haben wir bereits, daß die ungesättigten aus den gesättigten Säuren entstehen. Im Stoffwechsel der Pflanze finden sich gewisse Übergangsstufen, die wir in folgendem Schema ausdrücken können:

Glukose (Kohlehydrate) ⟨ Glyzerin ——————————— ⟩ Öl
Glukose (Kohlehydrate) ⟨ gesättigte Fettsäure — ungesättigte Säure ⟩ Öl

V. Sind die verschiedenen Säuren gleichgiltig für die Pflanze, sind sie zufällige Gäste, die ihr Kommen und Gehen der jeweiligen Atomgruppierung verdanken, oder zieht die Pflanze Vorteil aus ihrem Vorhandensein in dem einen oder in dem anderen Sinne? Wir glauben, daß die letzte Vermutung die richtige ist.

Infolge der verschiedenen Affinität der ungesättigten und gesättigten Säuren zum Sauerstoff dürften nach unserer Meinung die an ungesättigten Säuren reicheren Pflanzen ganz besonders angepaßt sein, um möglichst schnell bedeutende Wärmemengen für die Keimung aufzutreiben.

VI. Die Schwankungen der Jodzahl beim Reifen der Samen werden desto bedeutender, je mehr die ungesät-

tigten Säuren Anteil in der Zusamensetzung des Öls nehmen.

VII. Bei Pflanzen mit einer kleinen Zahl von Fettsäurekomponenten ist das Öl in den verschiedenen Reifestadien praktisch sozusagen dasselbe. Je größer dagegen die Zahl der Komponenten ist, desto komplizierter ist der Ölbildungsvorgang und desto verschiedener ist das Öl in verschiedenen Reifestadien. Zu den Pflanzen der ersten Kategorie gehören Raps und Hanf, zu denen der zweiten Lein und Mohn. Die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Lein- und Mohnöls verändern sich während der Dauer des Reifungsprozesses kontinuierlich.

VIII. Die verschiedenen Teile der Samen entwickeln sich ungleichmäßig. Zuerst entwickeln sich die Testa (*Linum usitatissimum*, *Brassica Napus oleifera* usw.), dann die Kotyledonen.

Die Pentosane lagern sich in jenen Samenteilen ab, die eine Schutzrolle im Samenleben übernehmen. Ihre Bedeutung für die Ernährung ist gleich Null.

Literatur.

Abderhalden, E., Lehrb. d. physiol. Chemie. 1909. p. 689.

— Biochemisches Lexikon. Bd. III. Fette . . . 1911.

— Handb. d. Biochem. Arbeitsmethoden. 2. 1910.

Benedikt-Ulzer, Chemische Unters. d. Fette u. Wachsarten. 1903.

Bogdanow, E., Russ. Dissertation. 1909.

Bialosuknia, Witold, Produkte der intramolekularen Atmung bei sistiertem Leben der Fettsamen. (Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 45. 1908.)

Bayliß-Schorr, W. M., Das Wesen der Enzymwirkung. 1910.

Buchner und Meisenheimer, Ber. d. deutsch. Chem. Gesellsch. Bd. 41. 1910.

Cremer, Fettbildung aus Eiweiß bei der Katze. (Zeitschr. f. Biologie. 1899.)

David, Methode d'analyse des corps gras par separation des acides gras concrets d'avec les acides liquides. (Compt. Rend. de l'Acad. des Sciences. Paris 1910.)

Detmer, Vergleichende Physiologie der Keimungsprozesse. 1880.

Euler, H., Grundlage u. Ergebnisse der Pflanzenchemie. 1909.

Fischer, E., I. Untersuch. über Kohlenhydrate und Fermente. Die Chemie d. Kohlenhydrate und ihre Bedeutung für die Physiologie. 1909. II. Ber. d. deutsch. Chem. Gesellsch. Bd. 23 u. 2138.)

Frankfurt, S., Über die Zusammensetzung der Samen und der etiolierten Keimlinge von *Cannabis sativa* und *Helianthus annuus*. (Landw. Vers.-Stationen. 43. 1894.)

Gautrelet, Transformation partielle des matiers grasses alimentaires en mannites in vitro. (Comp. Rend. de l'Acad. des Sciences. Paris 1909.)

Gerber, C., I. Sur la formation des reserves oléagineuses des graines et des fruits. (Compt. Rend. de l'Acad. des Sciences. Paris 1897.)

— II. Etude sur la transformation des matièrs sucrées en huile dans les olives. (Ibid.)

Gerber, C., III. Recherch. sur la maturation des fruits charnus. (Ann. d. Scienc. natur. Botan. 1897.)

Grüber, Einige Bemerkungen über den Eiweißstoffwechsel. (Zeitschr. f. Biol. 1901.)

Hamsik, Reversibile Wirkung der Darmlipase. (Zeitschr. f. phys. Chemie. Bd. 59. 1909.)

Hansteen, Über die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus den Samen. (Flora. Ergänzungsband. 1894.)

Hanriot, Sur la mecanisme de l'actions diastatique. (Compt. Rend. de l'Acad. des Sciences. T. 132.)

Hefter, Technologie der Fette und Öle. Bd. 3. 1910.

Hellriegel, Journ. f. prakt. Chem. 1855.

Kastle und Loewenhardt, Amer. Chem. Journal. Vol. 21. 1900.

Leathes, J. B., Die Synthese der Fette im Tierkörper. (Ergebnisse der Physiologie. 1909.)

Letellier, Journ. f. prakt. Chemie. 1855.

Leukowitsch. Chemische Technologie und Analyse der Öle. Fette u. s. w. 1905.

Müntz, Recherches sur la maturation des graines. (Ann. des Scienc. natur. Botanique. 1886.)

Nedokutschaeff, N., Über die Zusammensetzung des Roggenkorns in versch. Reifestadien. (Ann. de l'Instit. agronom. de Moscou. 1899.)

Pettenkofer, Unters. über die Respiration. (Liebigs Annalen. 1862.)

Pfenninger, Untersuchungen der Früchte von *Phaseolus vulgaris* in verschiedenen Entwicklungsstadien. (Ber. d. deutsch. Botan. Ges. 1909.)

Pottevin, H., Sur la reversibilité des actions Cypolitique. (Compt. Rend. de l'Acad. des Sciences. T. 136.)

Power, Fr., und Salvay, Chemisch. Unters. der Kürbissamen. (Journ. Amer. Chem. Soc. Vol. 32. 1910.)

Puriewitsch, Physiol. Untersuch. über Entleerung. Russ. Diss. Kiew 1897.

Sachs, J., Über das Auftreten der Stärke bei der Keimung ölhaltiger Samen. (Botan. Zeitg. 1859.)

de Saussure, Th., Über das Keimen der Ölsämereien. (Froriep's Notizen. 24. 1842.)

Leclerc du Sablon, I. Recherches sur la germination des graines oléagineuses. (Revue génér. de Botan. 1895.)

— II. Sur la formation des réserves non azotées de la noux et de l'amande. (Compt. Rend. de l'Acad. des Sciences. T. 123. 1896.)

Schulze, E. und Pfenninger, Über das Vorkommen von Hemicellulosen in den Samenhülsen von *Pisum sativum* und *Phas. vulgaris*. (Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. 68. 1910.)

Schulze, E. und Winterstein, E., Studien über die Proteinbildung in reifend. Pflanzensamen. (Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. 65. 1910.)

Schmidt, R. H.. Über Aufnahme und Verarbeitung von fetten Ölen durch Pflanzen. (Flora. Bd. 49. 1891.)

Tollens, B. und Ellet, Über die Bestimmung des Methylpentosans neben den Pentosanen. (Journ. f. Landwirtsch. 1905.)

Wasilieff, Eiweißbildung in reifenden Samen. (Ber. d. deutsch. Botan. Ges. 1908.)

Zaleski, Zur Kenntnis der Stickstoffwechselprozesse in reifenden Samen. (Beihefte z. Botan. Centralbl. Bd. XXVII. Abt. I. 1911. H. 1.)

Weiteres über Wasserkulturen von Farnprothallien.

Von

Hugo Fischer, Friedenau b. Berlin.

Im 27. Band, Abt. I der „Beihefte" (1911), Seite 54 ff. habe ich einige Mitteilungen gebracht über die Aussaat von Farnsporen auf flüssigen Nährlösungen. Ich will hier in Kürze noch einmal das Rezept der Lösung wiedergeben: auf 1 l Wasser 1 g saures Kaliphosphat (KH_2PO_4), 1 g Ammoniumnitrat, 0,3 gr kristallisiertes Magnesiumsulfat, 0,1 g Chlorcalcium, 0,1 g Chlornatrium, 0,01 g Eisenchlorid. Es schadet nicht, scheint sogar günstig zu wirken, wenn man auf 1 l noch ein paar Tropfen konz Salzsäure zufügt.

Mit dieser Nährlösung habe ich auch weiterhin gearbeitet und vorzügliche Erfolge erzielt. Nur hat dieselbe ein Bedenken: man kann die jungen Farnpflanzen recht lange, bis zu 2 oder 3, selbst 5 cm Höhe auf der Lösung heranwachsen lassen; einmal aber müssen sie denn doch eingetopft werden, und dabei sind mir anfangs viele zugrunde gegangen. Das hat nämlich seine Ursache darin, daß auf dem flüssigen Substrat, entgegen meiner früheren, zu optimistischen Meinung, die Wurzelbildung doch zu wünschen übrig läßt; fast stets findet man nur eine einzige Wurzel, auch diese an der Spitze oft abgestorben. In Erdboden verpflanzt, können die jungen Farne nicht so rasch neue Wurzeln bilden und gehen daran größtenteils ein.

Doch gibt es ein einfaches Mittel, dem vorzubeugen. Man füllt ein geeignetes Gefäß mit sehr nassem Torf, den man noch um einiges mit Wasser (event. besser mit obiger Nährlösung) überschichtet. Auf diese Flüssigkeit bezw. in den dünnen Brei setzt man nun die ungenügend bewurzelten Farnpflänzchen auf und läßt sie an geeignetem Ort stehen, ohne während der nächsten Wochen das verdunstende Wasser völlig zu ergänzen. Allmählich wird nun das Substrat trockener, und damit beginnt eine regere Wurzelbildung, die dann, wenn einige Wochen oder Monate vergangen sind, so

weit vorgeschritten ist, daß man die Pflänzchen herausnehmen und in humose Blumentopferde umsetzen kann. Auf diese Weise gelingt es leicht, sie fast ausnahmslos am Leben und in Gesundheit zu erhalten.

Zu meiner früheren Mitteilung möchte ich noch einige Ergänzungen hier anfügen: Die Sporen von *Nephrodium Filix mas* var. *paleaceum* (Material von der „Schlucht" in den Hochvogesen, im August 1908 gesammelt), hatten mir auch auf meiner Nährlösung wiederholt die Keimung versagt; später habe ich sie doch auf demselben Substrat zur Keimung gebracht, ohne die Ursache des anfänglichen Mißlingens und des nachmaligen Erfolges angeben zu können. Auch Sporen von *Blechnum Spicant* und *Nephrodium montanum* sind mir später in je einem Falle gekeimt. Bei ersterer Spezies scheint die Keimfähigkeit nach wenigen Monaten zu erlöschen; das Material von *Nephrodium montanum* war aber schon mehrere Jahre alt und hatte zuvor nicht keimen wollen — also auch hier ein noch rätselhaftes Verhalten.

Zu *Nephrodium Filix mas* var. *paleaceum* möchte ich noch bemerken, daß ich auch hier die Erscheinung der Apogamie beobachtet habe; sämtliche Prothallien waren völlig geschlechtslos.

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Berlin.

Band XXVIII.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 2.

1912
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 5. August 1912.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes **M. 16.—.**

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt" erbeten.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsblüte.

Die Ausbildung der Blütenteile und ihre Abhängigkeit von den Raumverhältnissen innerhalb der Knospe.

Von

Otto Schüepp
aus Eschlikon (Thurgau).

Mit Tafel I—XI und 9 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Sowohl über die Art, in welcher die Schmetterlingsblüte angelegt wird, als auch über ihre endgültige Gestalt besitzen wir zahlreiche und eingehende Darstellungen. Dagegen fehlen bis jetzt Untersuchungen über die dazwischenliegenden Entwicklungsstadien. Hier soll die vorliegende Arbeit eine Ergänzung bringen, indem sie zeigt, auf welchen Wegen aus den einfachen, ungegliederten ersten Anlagen die reich differenzierten Organe der fertigen Blüte entstehen. Die Untersuchungen wurden an *Lathyrus latifolius* L. ausgeführt, zum Vergleiche wurden eine Anzahl anderer Lathyrus- und Viciaarten herbeigezogen.

Payer, Frank und Rohrbach beschrieben die jüngsten Entwicklungsstadien vom Standpunkt der formalen Blütenmorphologie aus; Schumann wandte auf sie die mechanische Anschlußtheorie von Schwendener an. Ich trete hier auf diese Theorie und ihre spezielle Ausgestaltung bei Schumann[1]) nicht näher ein, da ich die betreffenden Stadien selbst nicht untersucht habe. „Lückenloser Kontakt", wie ihn Schumann annimmt, besteht am Vegetationspunkt jedenfalls nicht,[2]) dagegen ist kaum zu bezweifeln, daß die Stellung der neuauftretenden Organe durch die Platzverhältnisse am Vegetationspunkt wesentlich mitbedingt wird.

Die ausgebildete Blüte ist außer von Systematikern hauptsächlich von Blütenbiologen untersucht worden, und die genauesten

[1]) Schumann, Blütenanschluß. p. 500.
[2]) Vöchting, Blütenanomalien. Lang, Labiaten.

und vollständigsten Blütenbeschreibungen finden sich darum in der blütenbiologischen Literatur. Die Folge davon ist, daß man sich gewöhnt hat, den Bau der Schmetterlingsblüte fast ausschließlich nach ökologischen Gesichtspunkten zu beurteilen. Gewiß ist die ökologische Forschungsrichtung vollkommen berechtigt und notwendig, aber sie soll nicht die einzige sein. Ich möchte darum der ökologischen Betrachtungsweise der Schmetterlingsblüte eine entwicklungsmechanische[1]) an die Seite stellen.

Ökologische und entwicklungsmechanische Untersuchung derselben Blüte sind scharf auseinanderzuhalten.

Die Blütenökologie, die sich meist auf die Untersuchung des Bestäubungsvorganges beschränkt, geht von der fertigen Blüte aus. Wie die einzelnen Merkmale derselben entstanden sind, ist für sie gleichgültig; sie fragt nur nach ihrer Bedeutung für die Herbeiführung der Befruchtung und somit für die Erhaltung der Art. Ich will diese schon so oft untersuchten Beziehungen nicht noch einmal im einzelnen darstellen und verweise dafür auf die reiche blütenbiologische Literatur, namentlich auf die Arbeiten von Kirchner, Jost und Mönch.[2])

Ganz anders müssen wir an die entwicklungsmechanische Betrachtung der Blüten herantreten. Da ist uns die fertige Blüte nur ein Entwicklungsstadium unter vielen anderen,[3]) ausgezeichnet bloß dadurch, daß mit ihm Wachstum und Differenzierung aufhören, um nach der Befruchtung vom Stempel allein wieder aufgenommen zu werden. Wir betrachten auch nicht die Formen der verschiedenen Entwicklungsstadien für sich, sondern die Vorgänge des Formwechsels.

Die Formen selbst sind nichts anderes als das Resultat der Wachstums- und Differenzierungsvorgänge. Der erste Schritt, den wir tun müssen, um zu einer entwicklungsmechanischen Darstellung zu gelangen, ist der, daß wir nicht eine Anzahl von Entwicklungsstadien beschreiben, sondern die Vorgänge, durch die sie ineinander übergeführt werden.

Diese Vorgänge verlaufen allerdings so langsam, daß wir sie nicht sehen können; wir müssen sie aus dem Vergleich der Entwicklungsstadien erschließen.

Mit dieser Betrachtungsweise lehnen wir aufs entschiedenste die ganze formale Blütenmorphologie ab, sowohl die ältere idealistische als auch die jüngere phylogenetische Auffassung derselben.[4]) Für uns ist die offene Blüte nicht das Ziel, dem die Entwicklung zustrebt, sondern dasjenige Entwicklungsstadium, bei dem die Weiter-Entwicklung aufhört. Die formale Blütenmorphologie sieht in der Gestalt der offenen Blüte etwas, das den Gang der Entwicklung vorausbestimmt; dieser selbst hat daher für sie nur geringe Be-

---

[1]) Entwicklungsmechanik = Entwicklungsphysiologie = experimentelle Morphologie.

[2]) Vergleiche das Verzeichnis über ökologische Literatur.

[3]) Ökologisch kommt dieses Stadium allein in Betracht, weil in ihm die Blüte ihre Funktion ausübt.

[4]) Göbel, Grundprobleme. p. 65.

deutung. Wir sehen im Bau der fertigen Blüte das Resultat ihrer Entwicklung und der innern und äußern Faktoren, die den Verlauf derselben bedingen. Um Anhaltspunkte über die Art und die Wir-

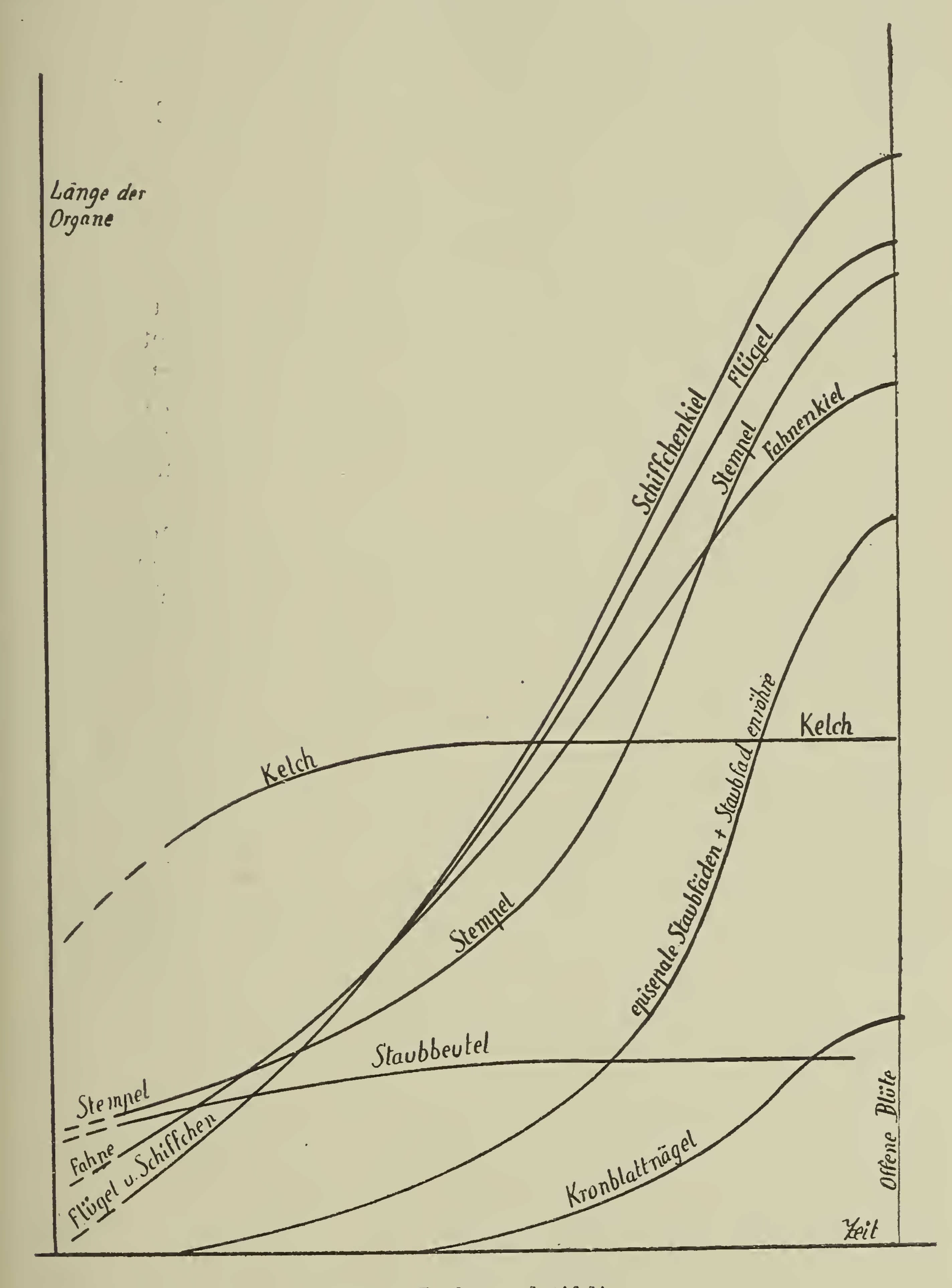


Fig. 1. *Lathyrus latifolius.*

Die Länge der Organe dargestellt als Funktion der Zeit. Schematisch. Die Gleichheit gleich abgetragener Zeiten ist unsicher. Das Hervortreten der Organe ist nicht nur von ihrer Länge, sondern auch von ihrer Krümmung abhängig.

kungsweise dieser Faktoren zu gewinnen, müssen wir in erster Linie die Ontogenese möglichst vollständig verfolgen.

Als leitende Gesichtspunkte für die Einzelbetrachtungen stelle ich einige allgemeine Resultate der Untersuchungen voran.

Die Ausbildung der einzelnen Formelemente der Blüte beruht auf Vorgängen, die zum großen Teil zeitlich von einander getrennt sind. Der Kelch ist, abgesehen von einer Erweiterung der Mündung der Kelchröhre, fertig zu einer Zeit, wo die übrigen Organe noch ganz in ihm eingeschlossen sind. Er behält seine Länge bei, während diese immer weiter aus ihm hervortreten (Taf. I, Fig. 4; II, 3). Die Staubbeutel sind fertig, wenn Staubfadenröhre und freie Staubfäden erst einen geringen Bruchteil ihrer Länge erreicht haben (Taf. I, Fig. 7; II, 7).

Eine graphische Darstellung des Längenwachstums der einzelnen Organe bei *Lathyrus latifolius* wird diese Tatsachen schärfer hervortreten lassen (Fig. 1, p. 197). Die Abszisse bedeutet die Zeit, die Ordinate die Länge des Organs. Für jedes Organ wird das Längenwachstum durch eine Kurve dargestellt, die mit der Länge O auf der Abszissenachse beginnt, die umso steiler ansteigt, je rascher das Wachstum erfolgt, und die zur Horizontalen wird, wenn dasselbe aufhört.

Betrachten wir zuerst die Gesamtlänge der Organe. Da tritt vor allem der Kelch scharf in Gegensatz zu allen übrigen Organen dadurch, daß er anfangs sehr stark vorauseilt, aber auch lange vor den andern Teilen zu wachsen aufhört. Von den Kronblättern ist anfangs die Fahne stark im Vorsprung gegenüber Flügel und Schiffchen; später wird sie von diesen überholt. Die Wachstumsgeschwindigkeit des Schiffchens ist am größten, diejenige der Fahne am kleinsten. Der Stempel ist anfangs im Vorsprung gegenüber sämtlichen Kronblättern; vorübergehend bleibt er hinter diesen zurück, holt aber schließlich das Schiffchen fast wieder ein. Ähnlich verhalten sich die Staubgefäße.

Wichtig ist für uns das Verhalten einiger Organteile. Die Nägel der Kronblätter entstehen erst spät, strecken sich dann aber ziemlich rasch. Die Staubbeutel sind schon früh ausgewachsen, während die Staubfäden erst nachträglich eingeschaltet werden.[1])

Für das gegenseitige Verhalten der Teile desselben Organs gilt allgemein die Regel: Die proximalen Teile zeigen ein stärkeres oder länger andauerndes Wachstum als die distalen. Bei Staubgefäßen und Kronblättern macht sich das dadurch geltend, daß sich die Ansatzstellen von Staubbeuteln und Kronblattplatten zu besondern Organteilen ausstrecken.

Beim Stempel verlängert sich der Fruchtknoten bedeutend mehr als der Griffel. Beim Kelch sind anfangs die Kelchzipfel mehrmals länger als die Kelchröhre; später ist diese länger als die Kelchzipfel.

Aus dem geschilderten verschiedenartigen Verhalten der Wachstumsvorgänge zur Zeit ergeben sich im Laufe der Entwicklung starke gegenseitige Verschiebungen der Blütenteile. Bei seinem Vorauseilen umhüllt der Kelch früh alle innern Blüten-

---

[1]) Vergl. Günthart, Prinzipien. p. 17.

teile; später schieben sich diese allmählich wieder aus ihm hervor (Taf. I, Fig. 1, 4, 8, 11; II, 1, 3).

Die Staubbeutel nehmen in jungen Stadien den größten Teil des Raumes innerhalb der Kelchröhre ein (I, 2). Mit der Streckung der Staubfäden entsteht hinter ihnen ein Hohlraum, der von Faltenbildungen des Schiffchens und der Flügel ausgefüllt wird (I, 11—14). Durch die spätere Ausbildung der Kronblattnägel bildet sich ein neuer Hohlraum im Blütengrund zwischen Fahnennagel und Staubfadenröhre.

Für die mittleren Entwicklungsstadien (I, 1, 2 bis I, 11—14) ist die starke Raumausfüllung innerhalb der Knospe charakteristisch. Diese kommt in den verschiedenen Stadien auf verschiedene Weise zustande.

Anfangs wird sie ausschließlich durch den Stempel und die Staubbeutel bewirkt, die in zwei Reihen hintereinander angeordnet sind. Die Kronblätter, die hier noch kürzer sind als die Staubbeutel, legen sich ringsum dicht an diese an. Die Kelchröhre schließt sich überall eng an die innern Organe an; vor dem Ende von Staubbeuteln und Stempel ist sie stark verengert (Taf. I, 1, 2; Längsschnitt Taf. III, Fig. 7).

Später beteiligen sich die Kronblätter stark an der Raumausnutzung teils durch Faltenbildungen, teils durch Verdickungen (Querschnitte Taf. II, Fig. 1 bis 5; Lage der Schnitte Taf. II, Fig. 6). Im äußern Teil der Knospe schließen die Staubbeutel wieder zu einem kompakten Zylinder zusammen; die Fahne legt sich in ihrem ganzen Umfang an die Kelchröhre an, die jetzt beträchtlich weiter geworden ist. Den ringförmigen Hohlraum zwischen Fahne einerseits und Staubbeuteln andrerseits verengern und zerteilen Flügel und Schiffchen durch ihre Faltenbildung (III, 1, 2). Näher am Blütengrunde wird der Raum zwischen Fahne und Staubfadenröhre größtenteils durch Verdickungen der Flügel und des Schiffchens eingenommen (III, 4, 5). Noch näher am Blütenboden findet sich ein größerer Hohlraum zwischen den Nägeln der Kronblätter und der Staubfadenröhre.[1])

In späteren Entwicklungsstadien lockert sich die Knospe mehr und mehr; aber die Falten und Verdickungen an den Kronblättern bleiben erhalten.

Die verschiedenen Organe sind in der Knospe auf weite Strecken in Berührung. Dies läßt sich am sichersten an Schnitten durch frisches Material feststellen. Die Zeichnungen (III, 1—5, 7) geben Paraffinschnitte wieder; die Kontaktstellen wurden an frischem Material nachgeprüft. Ich will aber hier schon ausdrücklich darauf hinweisen, daß immer an bestimmten Stellen Lücken übrig bleiben.

Es fragt sich nun, auf welche Weise die geschilderten räumlichen Beziehungen der Organe in der Blütenknospe zustande kommen. Es widerstrebt uns, anzunehmen, daß das genaue Zusammenpassen der Teile auf irgend einer Art innerer Harmonie in

---

[1]) Vergl. Figur 9 B, p. 227, für *Lathyrus vernus*.

ihrem Wachstumsbestreben beruhe; wir würden damit zu der Auffassung zurückkehren, daß die zukünftige Gestalt der Knospe die Entwicklung der Organe vorausbestimme. Dagegen liegt vom entwicklungsmechanischen Standpunkte aus die Annahme sehr nahe, daß die starke Raumausnützung zustande kommt durch einen Kampf der Teile um den Raum.[1] Wir werden uns vorstellen, daß das Wachstum durch Zug gefördert und durch Druck gehemmt wird; daß Falten in einem Blatt durch ein Zusammenschieben vom Blattrande her entstehen, sobald dieser auf ein Hindernis stößt und ein Ausweichen nach der Seite möglich ist; daß Verdickungen bei einem Blatte auftreten, wenn sich ein Blattrand an einem Hindernis breit drückt. Wir werden zu dem Schlusse gedrängt, daß im normalen Entwicklungsgange der Schmetterlingsblüte das Wachstum der Organe durch mechanische Kräfte beeinflußt ist.

Gestaltungsverhältnisse, die durch die Raumbedingungen in der Knospe hervorgerufen werden, können nun auch auf die Gestalt der fertigen Blüte ihren Einfluß ausüben. Ich will hierfür diejenige Beobachtung anführen, durch die ich zuerst auf die Bedeutung der Raumverhältnisse überhaupt aufmerksam gemacht wurde. Bei *Lathyrus vernus* zeigen die Faltengrenzen an Schiffchen und Flügel in der Knospe einen sehr deutlichen Zusammenhang mit den Umrissen der Staubbeutel und der Staubfadenröhre (VII, 18, 19; VIII, 1; 3, 4, 5). In der fertigen Blüte sind die Lagerungsverhältnisse wesentlich andere, auch haben die Kronblätter an Größe beträchtlich zugenommen; dennoch lassen sich die alten Grenzlinien leicht wiedererkennen (VIII, 12, 14). Es sind also Bildungen, die ursprünglich mechanisch bedingt waren, erhalten geblieben und im Verlaufe der Entwicklung weiter ausgebildet worden.

Damit stehen wir vor der Frage, deren Beantwortung die Hauptaufgabe dieser Arbeit sein soll. In welchem Umfange ist die Ausbildung der Schmetterlingsblüte durch die gegenseitige mechanische Einwirkung der Teile im Verlauf der Entwicklung bedingt? Zur Entscheidung diente mir in erster Linie eine genaue Untersuchung der Knospen; daneben versuchte ich die Blütenentwicklung durch mechanische Eingriffe zu verändern.

1. Kapitel.

Lathyrus latifolius L.

I. **Anlage der Organe.** Die erste Anlage der Organe habe ich selbst nicht untersucht. Für die Einzeltatsachen stütze ich mich auf die Angaben Schumanns[2]), die auf Untersuchungen an vielen Lathyrus- und Viciaarten beruhen.

---

[1]) In analoger Weise hat Roux den Kampf der Teile um die Nahrung als entwicklungsmechanisches Erklärungsprinzip verwendet: Roux, Kampf der Teile.

[2]) Blütenanschluß. p. 457. Vergl. Payer, Frank, Rohrbach.

Bei ihrem ersten Erscheinen zeigen die später so verschiedenen Organe der Blüte alle sehr nahe übereinstimmende Formen; es sind höckerförmige oder wallförmige Vorragungen am Vegetationskegel. Wohl benennen wir diese Höcker und Wälle verschieden; wir sprechen von Kelch, Kronblatt, Staubgefäß- und Stempelanlagen. Doch damit bezeichnen wir nicht Verschiedenheiten, die wir an ihnen direkt feststellen können, auch nicht bei genauer mikroskopischer und chemischer Untersuchung; wir machen damit einfach eine Angabe über ihr zukünftiges Schicksal. Das bedeutet für die entwicklungsmechanische Betrachtung die Aufstellung eines Problems, aber noch keinen Schritt zur Lösung desselben; ihre Aufgabe ist es, ausfindig zu machen, welche schon vorhandenen Differenzen die verschiedenartige Weiterentwicklung dieser Höcker und Wälle bedingen.

Das Problem, warum die Vorragungen am Vegetationskegel entstehen und warum sie die beobachtete Anordnung aufweisen, lasse ich hier unberührt. Ich beschränke mich darauf, zu zeigen, welche Formelemente der fertigen Blüte bereits in den von Schumann untersuchten Stadien mehr oder weniger deutlich erkennbar sind.

Superponiert zum Tragblatt der Blüte entsteht an der Basis des Vegetationskegels ein Höcker, dem sich gegen die Mutterachse zu sukzessive zwei weitere Paare anschließen; es sind die Anlagen der fünf Kelchzipfel, die Kelchröhre entsteht erst nachträglich, indem sich die ringförmige Ansatzstelle der Kelchzipfel zu einem Wall erhebt. Über den fünf Kelchblattanlagen bildet sich ein Ringwall um das Blütenzentrum herum. Auf ihm entstehen fünf Höcker, die vor den Kelchanlagen stehen; es sind die Anlagen der episepalen Staubgefäße. Bald nach dem Erscheinen der ersten Staubblattanlagen tritt im Blütenzentrum ein neuer Ringwall auf, die Anlage des Stempels. Nun treten zwischen dem Ringwall, auf dem die Staubgefäßanlagen stehen, und den Kelchanlagen kleine Läppchen auf, die Anlagen der Kronblätter. Auf dem Ringwall selbst entstehen zwischen den fünf Höckern fünf neue, die Anlagen der epipetalen Staubgefäße. Der Ringwall wird später zur Staubfadenröhre, aus den Höckern gehen die Staubbeutel und die freien Teile der Staubfäden hervor. Schon vor der Anlage der Blütenteile ist der Vegetationspunkt schief, derart, daß die untere, dem Tragblatt zugekehrte Seite stärker vorragt.

Es sind damit eine Anzahl der wichtigsten Formelemente bereits gegeben, vor allem die Zahl und die Stellung der Organe am Blütenboden und ein Unterschied von Ober- und Unterseite der Blüte. In der Form der Anlagen lassen sich zwar Differenzen erkennen, aber sie zeigt im allgemeinen keine deutlichen Beziehungen zur späteren Gestalt der Organe. Einzig die Sonderung von Staubfadenröhre und freien Teilen der Staubgefäße ist erkennbar. Für das spätere Schicksal der Anlagen ist wohl viel mehr als ihre Form ihre Stellung am Blütenboden entscheidend. Darauf weist das Bestehen einer allgemeinen, für alle Blüten gültigen Regel hin. So verschieden auch die Zahl, Größe und Form

der Anlagen sein mag, immer entwickeln sich im Zentrum der Blüte Stempel, in einem anschließenden Ring Staubgefäße, weiter nach außen Kronblätter und zu äußerst laubblattähnliche Kelchblätter.[1])

II. **Der Stempel.** Der Stempel zeigt schon früh eine deutliche Differenzierung in drei Teile: Fruchtknoten, Griffel und Narbe. Die Fruchtknotenhöhle ist dicht angefüllt mit den jungen Samenanlagen; ihr distales Ende bezeichnet zugleich die Stelle, wo der seitlich zusammengedrückte Fruchtknoten in den von oben nach unten zusammengedrückten Griffel übergeht. Der erste Anlaß zu der verschiedenen Ausbildung von Fruchtknoten und Griffel ist demnach darin zu suchen, daß nur eine beschränkte Zone am Grunde des Stempels Samenanlagen ausbildet. Auf der Oberseite der Griffelplatte bildet sich eine bürstenförmige Behaarung aus, das Griffelende schwillt zu der kopfförmigen Narbe an.

Die späteren Veränderungen bestehen in erster Linie in einer starken Streckung. Gar nicht betroffen wird von derselben die Narbe, nur wenig die Griffelplatte. Dagegen streckt sich die Übergangsstelle zwischen Fruchtknoten und Griffel zu dem walzenförmigen Griffelstiel, der allmählich in die Griffelplatte übergeht. Auch der Fruchtknoten selbst verlängert sich stark, die einzelnen Samenanlagen rücken dabei weit auseinander.

Ungleichheiten im Betrage der Streckung auf demselben Querschnitt müssen zu Krümmungen des ganzen Organs führen. Eine solche ist mit der Streckung des Griffelstiels verbunden. Die Griffelplatte bewegt sich dabei nach oben und ein wenig nach rechts[2];) zugleich findet eine Torsion um 90° statt, bei der sich die ursprüngliche Oberseite der Griffelplatte nach links[2]) wendet (I, 14).

Die Narbe liegt anfangs frei im Hohlraum des Kelches (I, 2), später in demjenigen des Schiffchens (I, 10). Durch die Streckung des Stempels und die Krümmung des Griffels gelangt sie in Kontakt mit dem Schiffchenkiel. Sie gleitet diesem entlang, bis sie in die Schiffchenspitze gelangt, die selbst von unten her am Fahnenkiel anstößt. In der Ecke von Fahnenkiel und Schiffchenkiel bleibt die Narbe während der weiteren Entwicklung sitzen (I. 11—14). Der Fruchtknoten liegt zugleich mit der Staubfadenröhre dem hintern Teil des Schiffchenkiels an; der Griffel verläuft frei im Hohlraum des Schiffchens.

Sowohl der Stempel als auch das Schiffchen strecken sich in die Länge; doch genügt die Verlängerung dieses letzteren nicht, um dem Stempel eine freie Weiterentwicklung zu gestatten. Der Griffel muß für die Verlängerung des Fruchtknotens Platz machen, indem er ausweicht und sich bogenförmig dem Schiffchenkiel anlegt. Seine Krümmung wird dadurch bedeutend verschärft (II. 6. 7).

---

[1]) Dabei können einzelne Organgruppen ausfallen.

[2]) Ich verwende die Bezeichnungen „oben" und „unten", „vorn" und „hinten", „links" und „rechts" so, wie sie sich vom Standpunkte eines blütenbesuchenden Insektes aus ergeben. Die Ausdrücke „vorn" und „hinten" haben also nicht die gewöhnliche Bedeutung; diese Abweichung war nötig, um alle drei Richtungen des Raumes bezeichnen zu können.

Gegen den Schluß der Blütenentwicklung wird der Platz für den Stempel wieder zu eng; er ist zu einer S-förmigen Biegung gezwungen; der Griffel weicht nach rechts aus, der Fruchtknoten nach links. Das Ausbiegen des Fruchtknotens geschieht nach der Seite und nicht nach oben, weil dazu bei der schmalen und hohen Form seines Querschnittes eine kleinere Kraft genügt.

Um zu beweisen, daß die zuletzt angeführten Veränderungen tatsächlich nur mechanisch bedingt sind, wurde bei einer Anzahl von Knospen frühzeitig das Schiffchen aufgeschlitzt. Die Aufrichtung und Drehung des Griffels fand in gleicher Weise statt, aber er blieb schief vorgestreckt (II. 13; vergleiche II. 7).

Ich bemerke noch, daß sich in der normalen Blüte beim Entfernen des Schiffchens keine Spannung im Griffel bemerkbar machte, und daß sowohl in den normalen als in den experimentell veränderten Blüten der Griffel in den letzten Entwickelungsstadien durch die Ausbildung von mechanischem Gewebe verhärtete.

III. **Die Staubgefässe.** Die episepalen Staubgefäße eilen anfangs den epipetalen in der Entwicklung bedeutend voraus, sowohl inbezug auf die Größe der Staubbeutel als auch inbezug auf die Bildung der Staubfäden. Nach Schumann werden sie ja auch früher angelegt. Im jüngsten von mir untersuchten Stadium waren die epipetalen Staubbeutel sitzend, die episepalen kurz gestielt und um die Hälfte länger. Von Anfang an stehen die Staubbeutel in zwei Reihen hintereinander; es besteht seitlicher Kontakt zwischen den Beuteln einer Reihe, ferner Kontakt der beiden Reihen untereinander und Kontakt der hintern Reihe mit dem Ringwall, auf dem die Staubgefäße entstehen. Dieser letzte Kontakt wird später durch die Streckung der Staubfäden aufgehoben; die Kontakte zwischen den Staubbeuteln bleiben bis gegen den Schluß der Blütenentwicklung erhalten.

Der Hauptunterschied im Verhalten der beiden Staubgefäßgruppen besteht darin, daß die episepalen Staubgefäße früher angelegt werden und darum in ihrer Entwicklung im Vorsprung sind; es ist nach meiner Anschauung auch der einzige ursprüngliche Unterschied. Die verschiedenen kleinen Differenzen in der Ausbildung lassen sich alle durch mechanische Beeinflussung erklären.

Der Höcker, der eine Staubgefäßanlage darstellt, bildet zuerst den Staubbeutel, indem er in allen Teilen stark anschwillt, wohl unter dem Einfluß der männlichen Geschlechtszellen, die sich in ihm ausbilden. Schon in frühen Entwicklungsstadien ist die Pollenbildung beendigt und die Pollenkörner liegen frei in den vier Staubfächern (III, 7). Während der Staubbeutel an Umfang nur noch langsam zunimmt, streckt sich die schmale Ansatzstelle, durch die er mit dem Ringwalle in Verbindung geblieben ist, rasch in die Länge zum Staubfaden. Die epipetalen Staubbeutel stoßen bei ihrem Anschwellen bald auf den Widerstand der episepalen, die sich vor ihnen zusammengeschlossen haben. Sie dringen dabei etwas zwischen dieselben ein und erhalten eine leichte Zuspitzung. Durch den Druck der beiden Staubbeutelreihen gegeneinander wird

die Differenz in der Länge der Staubfäden reguliert. Die vorderen Staubbeutel werden nach vorn gedrückt; das Wachstum ihrer Fäden wird durch Zug gefördert. Die hinteren Staubbeutel werden zurückgehalten; das Wachstum ihrer Fäden ist durch Druck gehemmt.

Die Streckung betrifft sowohl die Ansatzstellen der einzelnen Staubbeutel als auch den gemeinsamen Ringwall; dadurch entstehen gleichzeitig die freien Teile der Staubfäden und die Staubfadenröhre (I, 7, 10, 14; II, 7).

Ein besonderes Verhalten zeigt das oberste, vor der Fahne stehende Staubgefäß. Dies rührt davon her, daß seine Basis von Anfang an von dem gemeinsamen Ringwall durch zwei kleine Furchen getrennt ist. Bei der Streckung werden diese Furchen zu langen Spalten. Der freie Staubfaden besteht aus zwei Teilen, einem vordern, schmalen, der den freien Teilen der andern Staubfäden entspricht, und einem hintern, breiten, der aus dem abgeschnürten Stück Ringwall entsteht und genau so lang ist wie die Staubfadenröhre.

Der freie Staubfaden deckt zuerst den Schlitz der Röhre auf der ganzen Länge. Später erweitert sich der Blütenboden stark; die Basis der Staubfäden nimmt aber nicht im gleichen Maße an Breite zu. Dafür rücken die Ränder der Röhre und der freie Staubfaden auseinander und es entstehen die beiden Honigzugänge (I, 14; II, 7, 9).

IV. **Der Kelch.** Die Kelchzipfel sind diejenigen Organe, die zuerst angelegt werden; sie erreichen auch zuerst ihre definitive Länge. Dabei wird der untere, zuerst erscheinende Zipfel am längsten; die beiden obern, zuletzt erscheinenden bleiben am kürzesten. Der unterste Kelchzipfel deckt an der Basis die beiden seitlichen; diese decken die beiden obern. Erst nach der Bildung der Kelchzipfel beginnt diejenige der Kelchröhre. Ihre Streckung dauert etwas länger; aber auch sie erreicht früh ihre endgültige Länge (I, 1, 4, 8). Schon bei ihrer Bildung neigt die Kelchröhre über den innern Blütenteilen zusammen und verengt sich nach vorn sehr stark. Sie wird dadurch zum Hindernis für die Ausdehnung der Staubbeutel und später auch der Kronblätter.

Die weitern Veränderungen des Kelches sind mechanisch bedingt. Die Kelchröhre wird beständig durch das Vorwärts- und Auseinanderdrängen der innern Teile gedehnt und reagiert auf diesen Zug durch verstärktes Wachstum. Dadurch sind ihre Formveränderungen bestimmt. Anfangs ist sie kugelig, dann ellipsoidisch mit stark verengter Mündung; später wird sie walzenförmig und schließlich glockenförmig (I, 1, 4, 8, 11; II, 1, 3). Bei der Erweiterung der Kelchmündung werden auch die Kelchzipfel beeinflußt. Ihre Ansatzstellen werden dabei etwas verbreitert, zugleich aber auseinandergeschoben; die ursprüngliche Deckung der Zipfel an der Basis verschwindet dabei (I, 4; II, 3).

Der experimentelle Beweis dafür, daß die Kelchröhre passiv gedehnt wird, gelang vorderhand erst für die spätern Entwicklungsstadien; ein Aufschlitzen des Kelches bei jungen Knospen hatte

das Verwelken der innern Teile zur Folge. Schlitzt man bei ältern Knospen (entsprechend I, 8) die Kelchröhre auf, so weichen die Schnittränder im Verlaufe der Weiterentwicklung allmählich auseinander, umso mehr, je tiefer der Schlitz gegen den Blütenboden hin reicht. Mit Ausnahme der Wundränder selbst bleibt dabei der ganze Kelch vollkommen frisch. In sieben Fällen, in denen ich den Kelch auf der Oberseite aufschlitzte, bildeten die Schnittränder an der ausgewachsenen Blüte Winkel von 60° bis 85°, in acht Fällen, in denen ich auf der Unterseite aufschlitzte, Winkel von 30° bis 70°.

V. **Die Kronblätter.** Erste Entwicklungsstadien. Die erste Entwicklung der Kronblätter findet in dem Spaltraum zwischen Staubbeuteln und Kelchröhre statt. Sie schieben ihre Ränder über die Staubbeutel hinweg vor und schmiegen sich in ihrer Krümmung ganz dem vorhandenen Spaltraum an (I. 2. 3). Die Verschiedenheiten in ihrer Länge und Breite rühren wahrscheinlich von der Größe der ersten Anlagen und der Zeit ihrer Entstehung her; bei Schumann fehlen die Angaben darüber. Die Fahne ist bedeutend länger als das Schiffchen; die Flügel sind etwas kürzer als dieses. Fahne und Schiffchen sind etwa doppelt so breit als die Flügel; dabei ist die Fahne noch etwas im Vorsprung. Das Schiffchen erscheint von Anfang an als ein einziges Blatt. Die Kronblätter sind in diesen Entwicklungsstadien noch vollkommen ungegliedert und in ihren äußeren Teilen nur wenig breiter als an der Ansatzstelle. Am Grunde deckt die Fahne die Flügel, diese decken das Schiffchen.

Durch ihr Längenwachstum schieben sich die Kronblätter über die Staubbeutel hinaus nach vorn und neigen dort zusammen; durch ihr Breitenwachstum umgeben sie dieselben mit einem dreifachen Mantel. Die innerste Schicht bildet das Schiffchen, dessen Ränder auf der Oberseite der Knospe zusammentreffen; die mittlere besteht aus den Flügeln, die je auf eine Seite der Knospe beschränkt bleiben; das ganze umhüllt die Fahne, deren Ränder beim Zusammentreffen mit starken mehrreihigen Papillen ineinandergreifen (I. 5. 6). Die Ansatzstellen bleiben im Breitenwachstum zurück. Fahne und Schiffchen bilden dabei an beiden Rändern Ausbuchtungen, die Flügel je eine sehr starke Ausbuchtung auf der Oberseite.

VI. **Die Aufwärtsbiegung der Kronblätter.** Für den Bau der Lathyrusblüte ist die starke Aufwärtskrümmung der Organe charakteristisch. Die Krümmung des Griffels geschieht selbständig, wird aber durch den Widerstand des Schiffchens bedeutend verstärkt (p. 202). Die Staubfäden verhalten sich passiv; nach dem Entfernen des Schiffchens fallen sie schlaff herab. Flügel und Schiffchen sind aktiv, die Fahne passiv. Das Verhalten der verschiedenen Kronblätter wollen wir einzeln betrachten:

Der Kiel des Schiffchens nimmt beständig an Krümmung zu; sein Ende wird dadurch schließlich etwas rückwärts gegen den Blütengrund zu gewendet. Die Schiffchenspitze kommt infolge

dieser Krümmung bald zum Kontakt mit der Innenseite der Fahne; erst kurz vor dem Öffnen der Blüte wird dieser Kontakt wieder gelöst (I. 11. 12; II. 1, 2; 3, 4). Genaueren Aufschluß über die Art und Weise, in der die Formveränderung des Schiffchens geschieht, gewinnen wir durch die Betrachtung der Nerven. Diese zeigen genau die gleichen Krümmungsänderungen wie der Schiffchenkiel; es handelt sich also nicht um einseitiges Wachstum, sondern um eine Aufwärtskrümmung des ganzen Blattes.

Für uns handelt es sich darum, die Formveränderungen auf bestimmte Verschiedenheiten in der Wachstumsgeschwindigkeit zurückzuführen. An Stelle der direkten Messung derselben für verschiedene Teile des Schiffchens können wir hier eine einfache geometrische Betrachtung setzen, die uns zeigt, daß wir für das Schiffchen alle Formveränderungen auf Grund sehr einfacher Annahmen erklären können.

Die einfachste Annahme, die wir über die Verteilung des Wachstums machen können, ist diejenige, daß in einer bestimmten Zeit jede beliebige Strecke um den gleichen Bruchteil ihrer Länge zunimmt. Nach bekannten planimetrischen und stereometrischen Sätzen gilt dann dasselbe auch für die Flächen und Volumen. Verlängert sich die Fläche l auf $l.\ a$, so wächst die Fläche f auf $f.\ a^2$ und das Volumen v auf $v.\ a^3$. Das Resultat ist eine proportionale Vergrößerung ohne eine Änderung der Form. Sobald Abweichungen von dieser einfachsten Wachstumsverteilung auftreten, müssen sich auch Veränderungen in der Form einstellen.

Um uns den Verhältnissen des Schiffchens anzunähern, betrachten wir ein schematisiertes Blatt (Fig. 2, I). In einer bestimmten Zeit soll die Breite eines kleinen Flächenteilchens um 20% zunehmen, die Länge um 10% an den Rändern *A D* und und *C F*, um 20% an der Mittellinie *B E*; die Abnahme des Längenwachstums gegen die Ränder soll proportional zum Abstand von der Mittellinie erfolgen. Denken wir uns das Blatt in zahlreiche Längsstreifen zerschnitten, die nur noch an der Blattbasis längs der Linie *D F* zusammenhängen, so erhalten wir dabei die Blattform von Figur 2, II. Die Strecke *A B* wird dabei auf *A' B'* verlängert, das heißt bedeutend mehr, als dem Breitenwachstum entspricht. Bei erhaltenem Zusammenhang der Blattstreifen müssen Spannungen auftreten, die am Punkt *B* mit gleicher Kraft nach links und nach rechts wirken. Denken wir uns das Blatt nur längs der Linie *B C* zerschnitten, so müssen demnach die beiden Hälften auseinanderweichen. Sie werden sich so stark krümmen, daß sich alle Spannungen ausgleichen und Breite und Länge aller Teile dem angenommenen Wachstum entsprechen. Dies ist in unserm Falle möglich durch die Krümmung zu Teilen von zwei Kreisringen, deren Radien sich leicht berechnen lassen (Fig. 2, III). Durch Umklappen der einen Blatthälfte um die Achse *E G* können wir schließlich die beiden Teile zur Deckung bringen und den Zusammenhang längs *B E* wiederherstellen.

Durch die Annahme, daß die mittleren Partien des Schiffchens gegenüber den Rändern im Längenwachstum gefördert sind, lassen

sich also die wichtigsten Eigentümlichkeiten desselben erklären, namentlich auch seine Zusammenfaltung längs des Kiels. Dieselbe ist vorbereitet durch die Wölbung, die das Schiffchen im Spaltraum zwischen Staubbeuteln und Kelch erhalten hat. Die Abrundung des Kiels im Querschnitt ist darauf zurückzuführen, daß das stärkste Längenwachstum auf einem Streifen und nicht auf einer Linie stattfindet.

Die Flügel zeigen wie das Schiffchen eine fortschreitende Aufwärtskrümmung in allen Teilen, wie sich wieder durch die Verfolgung der Nervatur feststellen läßt (I. 9. 12; II. 2, 4). Ihr Oberrand kommt früh auf einer langen Strecke zum Kontakt mit der Fahne und bleibt mit dieser in Berührung, bis sie sich öffnet.

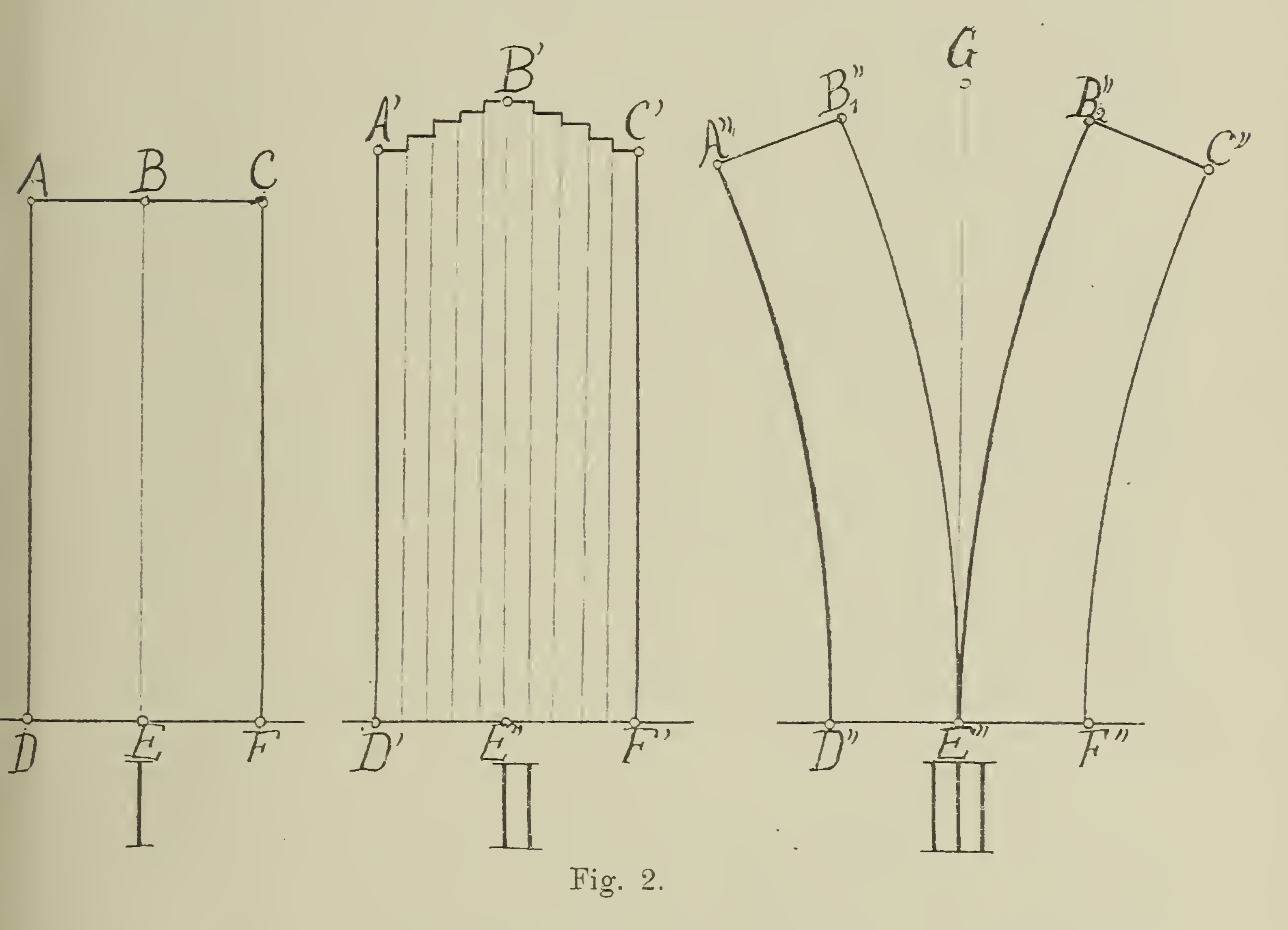


Fig. 2.

In den letzten Entwicklungsstadien verschieben sich die Flügel gegenüber dem Schiffchen stark nach oben (II. 2, 4).

Die Krümmung der Flügel ist darauf zurückzuführen, daß die untern Teile stärker in die Länge wachsen als die obern. Die Flügel entsprechen in dieser Beziehung je einer Hälfte des Schiffchens. Der Widerstand der Fahne hemmt die Aufwärtskrümmung. Entfernt man in einer älteren Blütenknospe oder in einer fertig ausgebildeten Blüte die Fahne und löst die Stelle eines Flügels, die am Grunde der Platte mit dem Schiffchen verklebt ist, los, so bewegt sich diese nach oben und rückwärts. Es ist also im Flügelstiel eine merkliche Spannung vorhanden, die auch auf eine stärkere Streckung der Unterseite zurückzuführen ist. Verstärkte Krümmung und Aufrichtung der Flügelplatte ließ sich durch Aufschlitzen von Kelch und Fahne hervorbringen; doch müssen erst

weitere Experimente zeigen, wieweit diese beim Wegfallen sämtlicher Hindernisse geht.

Im Gegensatz zu Schiffchen und Flügel erfolgt die Aufrichtung der Fahne nicht durch eine Krümmung des ganzen Blattes, sondern durch eine Knickung, durch die starke Krümmung einer beschränkten Zone. Die Knickung tritt erst auf, nachdem die Fahne schon ziemlich weit aus dem Kelch hervorgetreten ist; sie erfolgt an der Stelle, die zu jener Zeit dem Ende der Kelchröhre anliegt (I. 8. 11; II. 1. 3). Meiner Ansicht nach ist die Aufrichtung der Fahne rein passiv; es kommt zur Knickung, weil die Flügel und in geringerem Maße das Schiffchen den äußeren Teil der Fahne nach oben drängen, während der innere Teil durch die Kelchröhre in seiner Lage festgehalten wird. Der entscheidende experimentelle Beweis fehlt; doch ist sicher festgestellt, daß die Flügel in ihrer Aufrichtung gehemmt sind und also auf die Fahne einen Druck ausüben müssen.

Beim Schiffchen und bei den Flügeln haben wir eine starke, bei der Fahne keine oder fast keine Abnahme des Längenwachstums von unten nach oben innerhalb eines und desselben Kronblattes gefunden. Früher haben wir Schiffchenkiel, Mittelrippe des Flügels und Fahnenkiel miteinander verglichen und gefunden, daß der erste am schnellsten, der letzte am langsamsten wächst. Die Aufwärtsbiegung der Kronblätter ist demnach in letzter Linie auf eine Förderung der Unterseite der Krone zurückzuführen.[1])

VII. **Form und Faltenbildung der Kronblätter.** Die Nägel der Kronblätter entstehen dadurch, daß sich die schmal gebliebenen Ansatzstellen derselben stark in die Länge strecken. Durch ihre Schmalheit heben sie sich scharf von den Platten ab und lassen deren schon vorher gebildete Basallappen deutlich hervortreten. Bei den Flügeln und dem Schiffchen werden diese durch die Aufwärtskrümmung der Blätter noch verschärft (I. 2, 3, 5, 6, 12, 13; II. 4, 5, 6).

Die Streckung der Kronblattnägel setzt später ein als diejenige der Staubfäden; die hintern Enden der Platten bleiben also gegenüber den Staubbeuteln zurück und erhalten in dem Raum zwischen Kelch und Staubfadenröhre Gelegenheit zur Faltenbildung. Hier entsteht zuerst eine verdickte Leiste am Basallappen des Flügels; nach vorn schließt sich bald eine Einbuchtung desselben an; durch ihren Druck bringt dieselbe später eine entsprechende Einbuchtung am Schiffchen hervor. Der erste Anlaß zu diesen Bildungen ist der Widerstand, den der Basallappen des Flügels am Blütenboden findet (I, 5, 9, 10).

Für die weitere Ausbildung der Falten sind die Verhältnisse auf dem Knospenquerschnitt bestimmend, wie sie sich durch die Breitenentwicklung der Kronblätter gestalten. Es ist mir noch nicht möglich, einen vollständigen Überblick über diese Verhältnisse zu geben und ich muß mich auf einige Andeutungen beschränken. Früher haben wir bereits gesehen, daß der Kelch

---

[1]) Göbel, Symmetrieverhältnisse.

durch den Druck der innern Teile erweitert wird; in der Tat liegen ihm dieselben auch immer dicht an. Im vordern Teil der Kelchröhre liegt die Fahne als ein vollkommen geschlossenes Rohr, da ihre Ränder auf der Unterseite zusammenstoßen und durch Papillen ineinander greifen (III, 1, 2). Als geschlossenes Gewölbe mit wachsendem Umfang muß sie den Kelch auseinanderdrängen. Weiter hinten, wo die Fahne schmäler ist, kommt der Schiffchenkiel in Kontakt mit dem Kelch. Diejenigen Teile, die ganz aus dem Kelch hervorgetreten sind, werden von der Seite her zusammengedrückt, oder, wie wir wahrscheinlich richtiger sagen, durch das Schiffchen nach oben und unten auseinandergedrückt. Die entsprechenden Kontakte mit der Fahne sind oben und unten vorhanden; ein Hervortreten des Schiffchens auf der Unterseite findet nicht statt, weil die Fahnenränder so fest verzahnt sind, daß sie sich nicht ohne Anwendung einer merklichen Kraft voneinander trennen lassen. Die eigentümliche, schmale, bootähnliche Gestalt des Schiffchens ist, wie wir oben gesehen haben, nicht als die Folge äußerer mechanischer Einwirkungen, sondern als diejenige einer besondern Verteilung des Flächenwachstums zu betrachten. Seine von innen heraus erfolgenden Formveränderungen müssen es zu mechanischen Leistungen befähigen.

Größere Klarheit als über die allgemeine Querschnittsform der Knospe können wir über die Ausbildung der Falten von Flügel und Schiffchen erlangen. Wir beginnen mit der Betrachtung des vordersten Schnittes (III, 1). Die obern Ränder der Flügel und des Schiffchens haben sich aneinandergelegt und sind im Kontakt mit der Fahne nach links umgebogen; sie schaffen auf diese Weise Platz für die Verbreiterung der Kronblätter. Dies wird noch deutlicher beim folgenden Schnitt (III, 2). Hier sind Flügel und Schiffchen mehrfach gefaltet und man sieht deutlich, wie sie dabei bald außen an der Fahne und bald innen am Staubbeutelzilinder anstoßen. Das letztere gilt auch für den nächsten Schnitt (III, 3), nur sind hier an Stelle der Staubbeutel die Staubfäden getreten und es genügt eine einfache Falte; die Einbuchtungen am Flügel sind dieselben, die bereits weiter oben erwähnt wurden; sie sind durch ein Zusammenschieben vom Oberrand her bedeutend verschärft (I, 9, 12). In den beiden letzten Schnitten sind die verdickten Stellen am Grunde der Flügelplatte getroffen (III, 4, 5). Die beiden Basallappen selbst bilden zwei verdickte Zapfen, die sich oben auf die Staubfadenröhre legen. Auch in dieser Region findet Berührung der Blütenteile in großem Umfang statt.

Später, wenn die Kronblätter noch weiter aus dem Kelch hervortreten, lockert sich die Knospe stark. Neue Falten werden nicht mehr angelegt, dagegen die bereits vorhandenen verschärft. Die Bedingungen dafür sind dadurch gegeben, daß Flügel und Schiffchen beständig nach oben drängen. Die Fahne leistet diesem Andrängen gegenüber namentlich im hintern Teil starken Widerstand, da sie sich dort an den Kelch anlehnt. Flügel und Schiffchen werden darum auch besonders in den hinteren Teilen stark eingedrückt; ihre Oberränder werden nach oben konkav (I, 12; II, 2, 4).

VIII. **Asymmetrie der Krone.** Zum ersten Mal tritt eine Asymmetrie im Blütenbau auf, wenn sich der Griffel aufzurichten beginnt; die Griffelspitze kommt dabei etwas rechts von der Medianebene zu liegen und dies ist die Grundlage für die später hervortretende Asymmetrie der Krone. Wenn die Narbe am Schiffchen anstößt, muß sie auch den vordern Teil desselben ein wenig nach rechts drängen.

Wir haben früher gesehen, wie der Griffel zwischen dem Ende des Fruchtknotens und dem Winkel von Fahnenkiel und Schiffchenkiel eingespannt ist und dabei nach vorn und nach rechts ausbiegt. Bei der Ausbiegung nach rechts nimmt er den Schiffchenkiel mit und verursacht dadurch die Asymmetrie des Schiffchens, die sich auch erst in den letzten Entwicklungsstadien ausprägt (II, 6, 8, 9).

Die verschiedene Ausbildung der beiden Flügel wird veranlaßt durch einen unbedeutenden Unterschied in den Räumen, die den Oberrändern für ihre Entwicklung zur Verfügung stehen. Der Rand des rechten Flügels ist infolge der leicht asymmetrischen Stellung des Schiffchens etwas stärker eingeengt als der des linken; der rechte Flügel schiebt sich darum nach links hinüber, der linke faltet sich (III, 1). Diese erste Verschiedenheit hat weitere zur Folge. Die neu entstandene Falte am Oberrand des linken Flügels macht es möglich, daß dieser in seinen äußern Teilen bedeutend weiter nach oben vorrücken kann als der rechte (II, 4, 5). Auch Formverschiedenheiten hängen damit zusammen. Die große Grube des linken Flügels ist nach außen scharf begrenzt; die des rechten verflacht sich allmählich. Die Basis des rechten Flügels rückt nach unten; der Nagel krümmt sich dabei stark und der Basallappen verändert seine Form (II, 4, 5). Diese Verschiebung wird dadurch möglich, daß die Basallappen jetzt im vordern, durch die breiten Teile der Krone erweiterten Kelchabschnitte liegen.

IX. **Das Öffnen der Blüte.** Das Öffnen der Blüte besteht hauptsächlich in einer Bewegung der Fahne. Ihre Ränder lösen sich von hinten her auseinander; die beiden Hälften schlagen sich nach den Seiten zurück und die ganze Platte stellt sich senkrecht zur Blütenachse (II, 10). Die Flügelplatten treten etwas nach den Seiten auseinander; das Schiffchen bleibt unverändert. Vor dem Öffnen wurde die Fahne in verschiedenen Richtungen bis zum Mittelnerv oder bis zum Nagel herab zerschlitzt; die Teile richteten sich trotzdem auf und krümmten sich stärker nach hinten oder nach unten zurück. Beim Verwelken faltet sich die Fahne wieder zusammen. Wahrscheinlich handelt es sich beim Öffnungsvorgang um eine bestimmte Einstellung zum Licht, die teilweise durch mechanische Einflüsse gehemmt wird.

Die Staubbeutel springen kurz vor dem Öffnen der Blüte auf und zwar mit Längsrissen, die von oben nach unten fortschreiten. Der klebrige Pollen quillt heraus und vereinigt sich zu einem großen Klumpen, der den zusammengeschrumpften Staubbeuteln aufliegt und auch die Narbe einhüllt.

Die Färbung der Kronblätter tritt ebenfalls erst in den letzten Entwicklungsstadien auf. Fahnen- und Flügelplatte werden hellrot; das Schiffchen bleibt fast ungefärbt; ebenso zeigen Fahne und Flügel am Grunde, anschließend an die Nägel, kleine ungefärbte Zonen.

Die jungen Blütenknospen sind steil aufgerichtet. Bald aber neigen sie sich vornüber und bleiben hängend bis gegen den Schluß der Entwicklung. Schließlich stellt sich die Blütenachse horizontal. Diese Lageveränderungen sind wohl durch die Schwerkraft bedingt.

X. **Experimente.** Die Experimente, die ich ausgeführt habe, können erst als Vorversuche gelten; immerhin lassen sich bereits einige wertvolle Ergebnisse aus ihnen ableiten.

Über das Verhalten der Blütenteile gegenüber mechanischen Eingriffen machte ich die folgenden allgemeinen Erfahrungen: Ein scharfer Schnitt in Kelch oder Krone schädigt dieselben nicht merklich; Zerstörung der Epidermis auf einer größeren Fläche führt zu lokaler Verkümmerung; Verletzung des Blütenbodens erzeugt eine Hemmung der Teile, die in der Nähe entspringen; frühzeitiges Öffnen des Kelches bewirkt Verwelken der innern Teile. Das zuletzt angeführte Verhalten beeinträchtigte den Erfolg der Experimente am meisten. Ich machte keinerlei Erfahrungen, die darauf hinweisen würden, daß die Verwundung auch noch in besonderer Weise als „formativer Reiz" wirkt.[1])

Diejenigen Experimente, bei denen mechanische Hindernisse entfernt wurden, habe ich bereits angeführt; hier sollen noch diejenigen beschrieben werden, bei denen neue Hindernisse geschaffen wurden.

Bei Knospen, deren Fahne eben aus der Kelchröhre hervortrat, wurde eine Schleife aus einer starken Schnur um die Kelchröhre gelegt und leicht zugezogen. Unmittelbar bevor die Blüte sich öffnete, wurde die Schnur weggeschnitten und 1 bis 4 Tage nachher die Blüte abgenommen und untersucht. Der Erfolg war verschieden je nach der Stelle der Einschnürung. Lag diese weit hinten, so blieb nur ein Eindruck am Kelch und am Fahnennagel, lief sie dagegen über die Basalkörper der Flügel hinweg, so kam es zu wesentlichen Änderungen im Bau der Flügel (II, 11, 14, 15). In Fig. 11 und 14 sind die Basallappen plattgedrückt und dicht an die Staubfadenröhre angepreßt; die Flügelgruben zeigen gegen die Basalkörper zu keine scharfen Grenzen; die Faltengrenzen sind überhaupt viel weniger eckig als an normalen Flügeln. Der rechte Flügel in Fig. 11 nähert sich durch die Bildung einer äußern Falte am Oberrand und durch die Form des Nagels der Gestalt eines linken Flügels. In Fig. 15 ist der Rand über der Flügelgrube stark erniedrigt; an der Fahne wurden zwei scharfe Längsfalten erzeugt, von denen sich eine auf dem linken Flügel abzeichnet.

Von den Versuchen, bei denen die Krone außerhalb des Kelches eingeschnürt wurde, will ich nur zwei näher beschreiben.

---

[1]) Klebs, Probleme der Entwicklung. p. 454—456.

Beim ersten Versuche wurde die Krone sieben Tage lang eingeschnürt gehalten; vier Tage nach dem Entfernen der Schnur wurde die Blüte untersucht. Verletzungen fanden sich nur an der Fahne; doch erreichte diese trotzdem die normale Größe. Beim Zuziehen der Schnur waren in der Fahne leichte Längsfalten erzeugt worden; infolge des Breitenwachstums derselben prägten sie sich sehr stark aus. Unmittelbar nach dem Wegschneiden der Schnur zeigte sich keine Veränderung; aber im Verlaufe einiger Tage gingen die Falten stark zurück. Die Flügel behielten eine Vertiefung, die in der Richtung der Einschnürung quer über die Platte lief; der Schiffchenkiel wies an dieser Stelle eine scharfe Einbuchtung auf; der Griffel zeigte die gleichen Krümmungen wie der Schiffchenkiel.

Beim zweiten Versuche waren die Veränderungen stärker, entsprechend der stärkeren Einschnürung. Dieselbe dauerte sechs Tage; drei Tage nach dem Entfernen der Schnur öffnete sich die Blüte und wurde untersucht. Die Falten der Fahne hatten sich beinahe ausgeglichen; dagegen waren Flügel und Schiffchen stark verändert (II, 16, 17). Beide zeigten im mittleren Teile der Platte je einen scharfen Längskamm, der in der normalen Blüte fehlt. Das Schiffchen wich vom normalen namentlich in der Form des Kieles ab; der Griffel war gerade und senkrecht aufgerichtet.

Das Verhalten der Fahne war dasselbe, wenn Papierröhrchen lose über die Knospe gesteckt wurden und die Falten erst infolge des Wachstums entstanden. Das nachträgliche Ausglätten der Fahnenfalten ist sehr wahrscheinlich, wie die seitliche Abplattung der Knospe überhaupt, auf die Wirkung des Schiffchens zurückzuführen, das die Knospe nach oben und unten auseinanderdrängt (vgl. p. 209). Das Verschwinden der Falten wäre also als Folge eines Zuges aufzufassen.

Bei einer Gruppe von Versuchen wurden Zündholzstückchen zwischen Fahne und Kelch hineingeschoben und zwei Tage dort stecken gelassen; vier Tage darauf wurden die Blüten untersucht. Ich führe die Resultate für ein paar Fälle an, bei denen dieselben nicht durch Verletzung gestört waren. Einmal zeigte der Fahnennagel eine Falte, die sich in die Rinne zwischen Flügelnagel und Basalkörper hineinlegte; dreimal wurden an der Fahne Falten erzeugt, die in eine Flügelgrube hineinpaßten.

Bei weit entwickelten Knospen wurde durch einen kurzen Schlitz in der Fahne ein Streifen steifes Papier zwischen beide Flügel hinabgeschoben. Es gelang dadurch in einigen Fällen, auch am Oberrand des rechten Flügels eine Falte zu erzeugen und diesen damit dem linken ähnlicher zu machen. Zugleich mit der neuen Falte bildete sich auch eine schärfere Begrenzung der Flügelgrube aus (II, 12).

Als allgemeines Ergebnis der geschilderten Experimente wollen wir folgendes festhalten: Es ist möglich, durch eine zeitlich beschränkte mechanische Beeinflussung die Entwicklung einer Blüte dauernd zu verändern. Die experimentell erzeugten Merkmale betreffen Faltenbildungen und Krüm-

mungen von Schiffchenkiel und Flügel; sie sind analog zu Merkmalen, die normalerweise auftreten.

XI. **Hypothese über die mechanische Beeinflussung des Wachstums.** Die eingehende Verfolgung der normalen Blütenentwicklung und die Experimente zeigen uns übereinstimmend, daß die Annahme einer gegenseitigen mechanischen Beeinflussung der Teile notwendig ist. Dem scheint aber eine Tatsache entgegen-

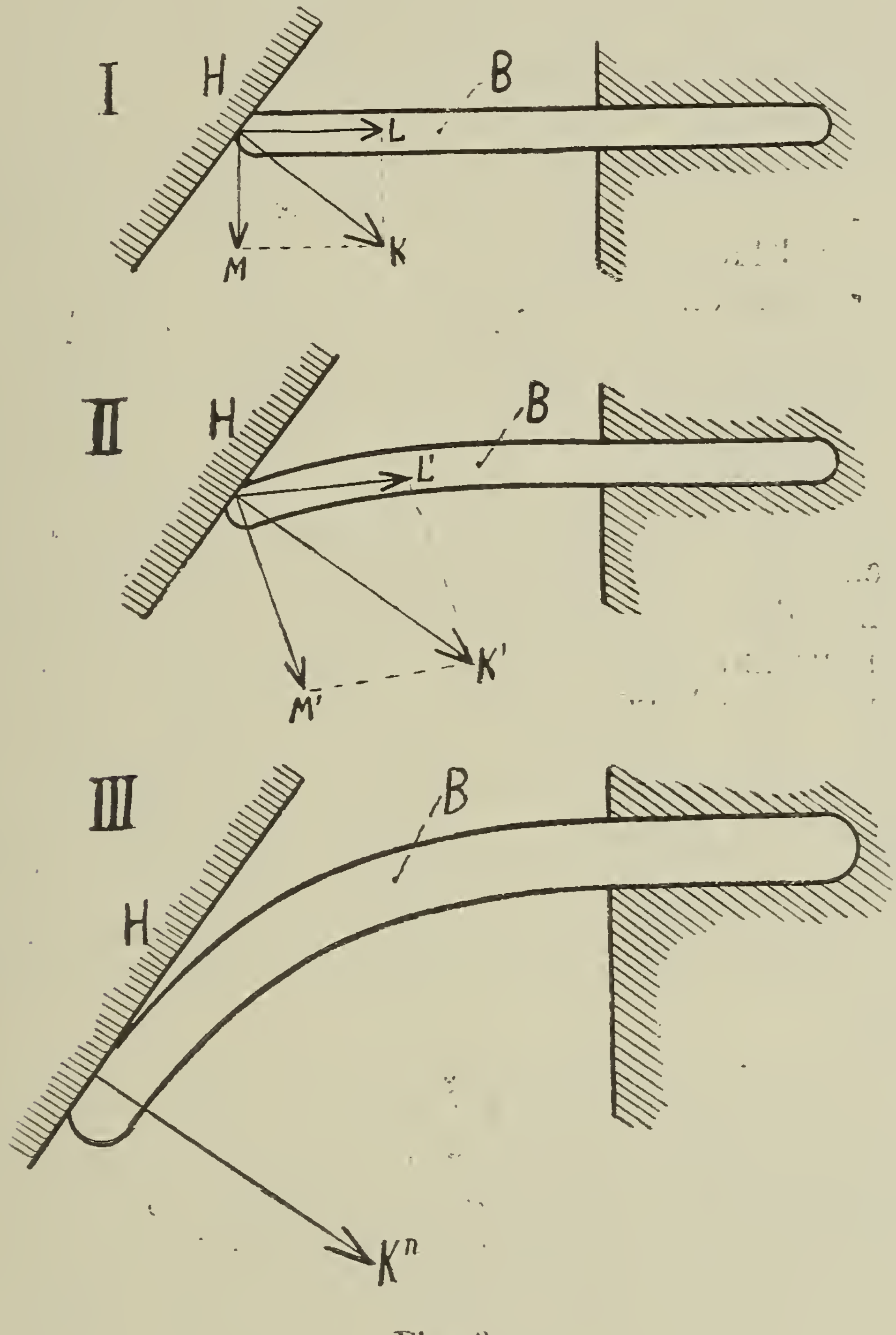


Fig. 3.

zustehen, die ich ganz allgemein feststellen konnte. Merkliche Spannungen zwischen den Blütenorganen fehlen mit ganz vereinzelten Ausnahmen. Sie müßten sich beim Auseinanderlösen der Blütenteile durch Formveränderungen kenntlich machen. Solche traten aber nur am Flügelnagel auf. Die Blütenteile können also nur mit sehr geringen Kräften aufeinander wirken; es fragt sich, wie dabei die weitgehenden Entwicklungsänderungen zustande kommen, die ich angenommen und in einigen Fällen experimentell nachgewiesen habe.

Ich mache folgende Annahme: Durch Druck wird das Wachstum gehemmt; durch Zug wird es gefördert. Die Größe der Hemmung oder Förderung nimmt zu mit der einwirkenden Kraft. Es sind bereits sehr kleine Kräfte wirksam. Die Untersuchungen, die von physiologischer Seite ausgeführt wurden, geben über die Wirkung kleiner Kräfte keinen genügenden Aufschluß.[1] Was über die Wirkungen größerer Kräfte bekannt ist, stimmt mit der gemachten Annahme überein. Plötzlich eintretender starker Zug bringt zwar eine vorübergehende Hemmung des Wachstums herbei; doch auf diese folgt ebenfalls eine starke Förderung.

Zur Erklärung der Faltenbildung wollen wir einen schematisierten Fall betrachten (Fig. 3, p. 213). Das Blatt *B*, das im Querschnitt dargestellt ist, sei zwischen andern Blütenteilen eingeklemmt; links stoße es beim Flächenwachstum auf ein festes Hindernis *H*. Um unsere Überlegungen durchführen zu können, denken wir uns den Gesamtvorgang in eine große Zahl einzelner Abschnitte zerlegt.[2] An der Berührungsstelle wirkt auf den Blattrand die Kraft *K*, die wir in die Komponenten *L* und *M* zerlegen. Die Komponente *L* erzeugt eine ihr gleiche Druckspannung in allen Querschnitten des Blattes; sie bewirkt also eine gleichmäßig verteilte Hemmung des Flächenwachstums. Die Komponente *M* erzeugt eine Biegung, die so weit geht, daß die Zugspannung auf der Oberseite und die Druckspannung auf der Unterseite des Blattes mit *M* im Gleichgewicht sind. Die Wirkungen der Komponente *M* auf das Wachstum bestehen also in einer Förderung der Oberseite und einer Hemmung der Unterseite. Nehmen wir die Wirkungen der beiden Komponenten *L* und *M* zusammen, so ergibt sich, daß die Oberseite des Blattes gegenüber der Unterseite begünstigt ist. Das Wachstum im folgenden Zeitabschnitt wird also zu einer Biegung des Blattes führen, die nach dem Entfernen des Hindernisses bestehen bleibt.

Es wird von der Wachstumsgeschwindigkeit des Blattes, dem Betrage der Wachstumsförderung und -Hemmung und von der Verschiebung des Berührungspunktes abhängen, wie groß der Druck gegen das Hindernis am Ende des betrachteten Zeitabschnittes sein wird. Auf Grund der Beobachtungstatsachen müssen wir annehmen, daß in der Regel die Druckzunahme bald aufhört infolge der starken Zunahme der Wachstumshemmung. Die Ausnahmefälle, in denen beobachtbare Spannungen auftreten, sind davon nur graduell, nicht prinzipiell verschieden; denn der Einfluß der Wachstumshemmung kann durch die andern wirksamen Faktoren überwunden werden.

Für den zweiten Zeitabschnitt müssen wir von den Verhältnissen ausgehen, die durch das inzwischen erfolgte Wachstum geschaffen worden sind und die etwa den in Fig. II dargestellten entsprechen. Es ergibt sich wieder eine Begünstigung der Ober-

---

[1]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II. p. 144. — Übereinstimmende Anschauungen bei Kny, Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXXVII. 1902. p. 96.)

[2]) Bei einer mathematischen Behandlung der Hypothese wäre nachher ein Grenzübergang auszuführen.

seite gegenüber der Unterseite. Die Biegung, die beim Entfernen des Hindernisses bestehen bleibt, wird am Schlusse des zweiten Zeitabschnittes größer sein als am Schlusse des ersten. Durch beständige Wiederholung der geschilderten Vorgänge können kleine Kräfte zu großen Wirkungen führen. Das voraussichtliche Endresultat für unser Beispiel mag etwa durch Figur III angedeutet werden.

Unser Beispiel zeigt auch, daß die Einwirkung kleiner Kräfte auf das Wachstum zu ganz ähnlichen Resultaten führen muß wie die Einwirkung gleichgerichteter größerer Kräfte auf das fertige Organ. Dabei ist zu beachten, daß die pflanzlichen Gewebe gegenüber der Beeinflussung das Wachstums durch kleine Kräfte viel plastischer sind als gegenüber der plötz-

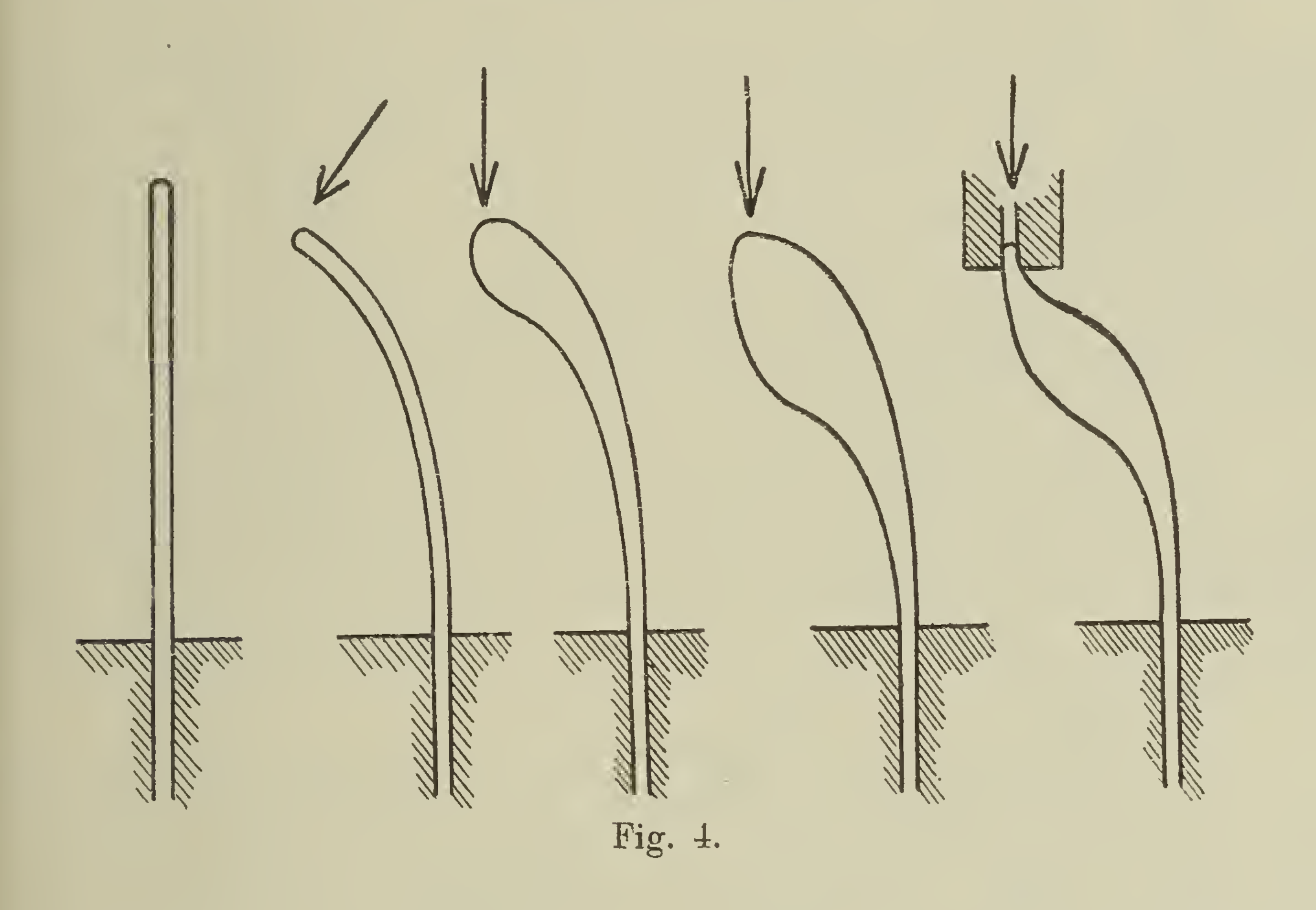


Fig. 4.

lichen Einwirkung größerer Kräfte. Diese werden beim Versuch bald zum Zerreißen oder Zerquetschen der Organe führen. Die Übereinstimmung ist aber für uns wichtig, weil wir uns die Wirkung von Kräften auf fertige Organe viel leichter vorstellen und auch am Modell veranschaulichen können.

Ich benutze dies gleich zur Erklärung der Verdickungen der Kronblätter. Die Kronblätter bestehen aus zwei festeren Platten, den Epidermen und dem Mesophyll, von dem wir annehmen wollen, daß sein Wachstum durch Zug relativ stark gefördert werde. Als Modell dient ein zusammengefaltetes Blatt Papier; die Faltungsstelle entspricht dem Blattrand. Je nach der Richtung des Druckes lassen sich Falten von verschiedener Form erzeugen und häufig weichen dabei die beiden Blätter auseinander (Fig. 4. p. 215; vergleiche Taf. II, 4, 5).

Die Verdickungen wären demnach als bloße Begleiterscheinungen der Faltenbildung aufzufassen. Dafür spricht ihr gleich-

zeitiges Auftreten mit jenen und ihre unregelmäßige Begrenzung. Sie bilden sich namentlich im hintern Teil der Knospe, wo das Ausweichen der Kronblätter erschwert ist. Es mag noch bemerkt werden, daß Falten und Verdickungen im anatomischen Bau keine wesentlichen Abweichungen von den übrigen Kronblatteilen zeigen.

2. Kapitel.

Andere Lathyrusarten.

Die Systematik nimmt die Merkmale der ausgewachsenen Blüte als etwas Gegebenes hin und beurteilt den Grad der Verwandtschaft auf Grund der mehr oder weniger großen Übereinstimmung im Bau der Blüten (und anderer Organe). Die Entwicklungsgeschichte muß zu einer andern, vertieften Auffassung der Artunterschiede gelangen; sie muß uns zeigen, wie sich die einzelnen Wachstums- und Differenzierungsvorgänge bei den verschiedenen Arten unterscheiden; sie wird dadurch vielfach zu einer veränderten Wertschätzung der Unterscheidungsmerkmale führen.

Wir wollen unsere Betrachtungen damit beginnen, daß wir das Längenwachstum der Organe bei zwei Arten miteinander vergleichen und zwar an Hand graphischer Darstellungen. (*Lathyrus latifolius,* Fig. 1, p. 197, und *Lathyrus vernus,* Fig. 5, p 217. Die Kurven für *Lathyrus vernus* beginnen erst bei einem späteren Entwicklungsstadium.)

Der allgemeine Charakter der Wachstumskurven und ihrer gegenseitigen Beziehungen stimmt überein. In beiden Fällen eilt der Kelch weit voraus, neben ihm in geringerem Maße Staubgefäße und Stempel. Die Kronblätter überholen die letzteren aber bald; daneben beginnt die Einschaltung der Staubfäden, später auch die der Kronblattnägel. Der Stempel holt später die Kronblätter zum Teil wieder ein. Es zeigen sich aber auch zahlreiche Verschiedenheiten. Bei *Lathyrus latifolius* steht der Flügel inbezug auf Längenwachstum dem Schiffchen näher; bei *Lathyrus vernus* stimmt er nahezu mit der Fahne überein. Bei *Lathyrus latifolius* nähert sich die Länge des Stempels am Schluß derjenigen des Schiffchens stark; bei *Lathyrus vernus* bleibt er zuletzt wieder bedeutend hinter diesem zurück. Bei *Lathyrus latifolius* bleiben die Nägel der Kronblätter viel kürzer als die Staubfäden und der Kelch; bei *Lathyrus vernus* bleiben sie nur wenig kürzer als die Staubfäden und erreichen die Länge des Kelches. Unterschiede ähnlicher Art werden sich im Breitenwachstum zeigen.

Aus den Unterschieden im Längen- und Breitenwachstum ergeben sich auch Abweichungen inbezug auf die gegenseitigen Verschiebungen der Organe. Bei der starken Raumausnützung in den mittleren Knospenstadien entstehen daraus starke Abweichungen

in der gegenseitigen mechanischen Beeinflussung; darin sehe ich die Grundlage für die zahlreichen Unterscheidungsmerkmale der Arten, die sich auf Faltenbildung und verwandte Erscheinungen beziehen.

Es soll die Hauptaufgabe der folgenden Einzelbeschreibungen sein, zu zeigen, daß sich diese Merkmale in der Tat auf einfache

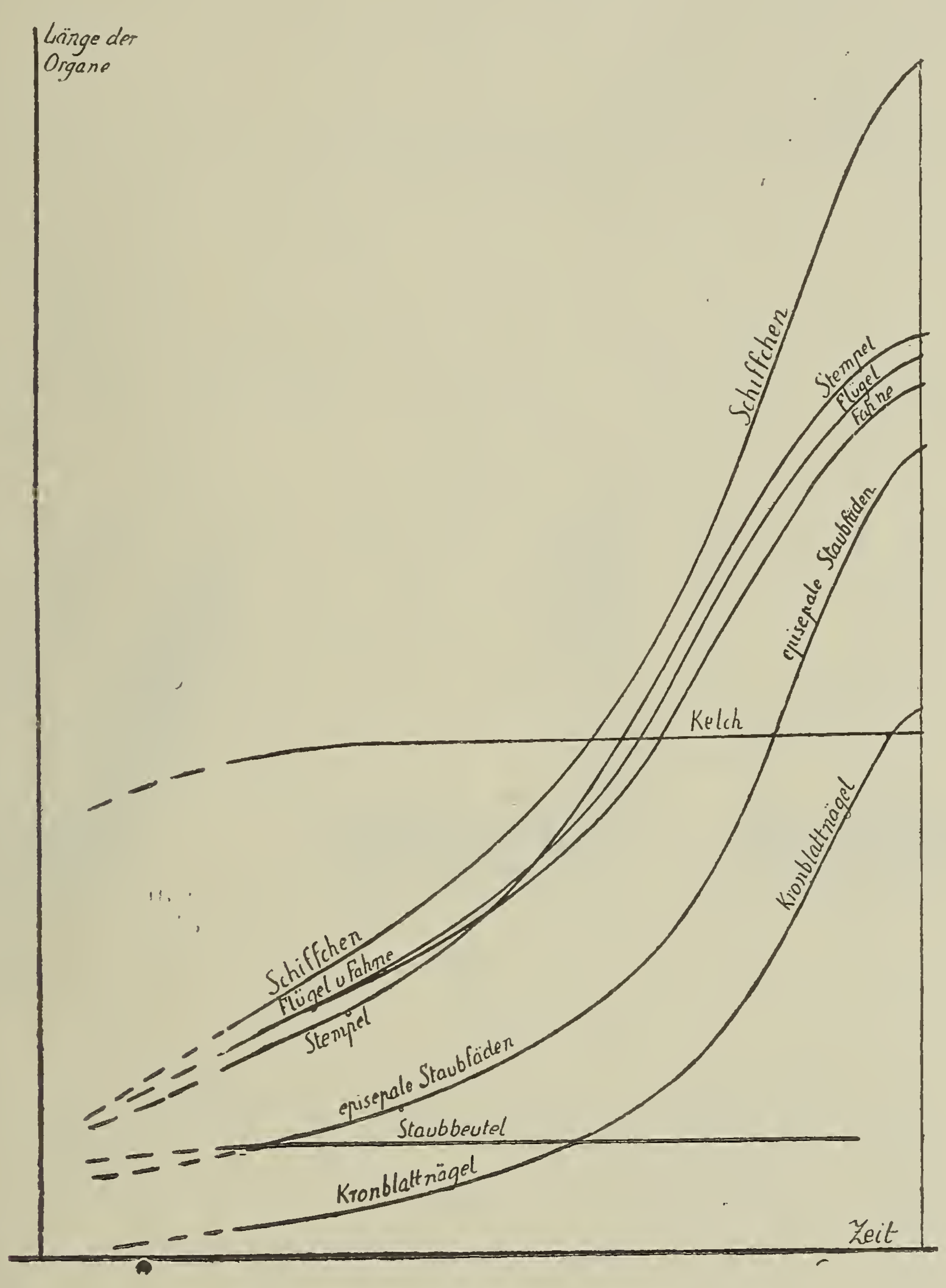


Fig. 5.

Lathyrus vernus (L.) Bernh.

Die Länge der Organe dargestellt als Funktion der Zeit. Schematisch, die Gleichheit gleich abgetragener Zeiten ist unsicher.

Wachstumserscheinungen zurückführen lassen. Um Wiederholungen zu vermeiden, behandle ich den Entwicklungsgang jeder Art nur soweit, als er etwas wesentlich Neues bietet.

In vielen Fällen sind die Formen von Griffel und Narbe für die Arten sehr charakteristisch. Ihre Ausbildung fällt ganz in die jüngsten Knospenstadien, die ich nicht mehr untersucht habe; zum Teil gehen sie wahrscheinlich auf Verschiedenheiten bei der Anlage zurück. Schumann macht darüber keine Angaben; nach den Resultaten, die Lang[1]) bei einer vergleichenden Untersuchung der Blütenanlage bei Labiaten gewonnen hat, dürfen wir aber wohl annehmen, daß auch die Lathyrusarten schon in den ersten Entwicklungsstadien der Blüte verschieden sind.

I. **Lathyrus nissolia** L. Der Stempel einer 5 mm langen Knospe besteht aus dem walzenförmigen Fruchtknoten, der in eine von oben nach unten zusammengedrückte Platte ausläuft (IV, 2, 3). Die Platte streckt sich stark in die Länge und wird zum Griffel; auf der obern Fläche bildet sich eine Haarbürste; das abgestutzte Ende wird zur Narbe. Der Griffel richtet sich schließlich senkrecht auf; die Narbe gleitet dabei dem Schiffchenkiel entlang. Da sie dabei den Fahnenkiel nie erreicht, kommt es nicht zu einer bogenförmigen Krümmung des ganzen Griffels wie bei *Lathyrus latifolius* (IV, 5, 6, 10, 11. Vergl. II, 6, 7).

Der Kelch vermag sich dem Wachstum der innern Teile nicht genügend anzupassen; er wird regelmäßig auf der Oberseite, wo die Fahne hervordringt, gespalten (IV, 4). Sämtliche Teile der Kronblätter, die nach vorn über den Griffel und die Staubbeutel hinausragen, sind bis zum Öffnen der Blüte glatt aneinandergelegt. Diese Abplattung bildet sich aus, wenn die Kronblätter noch im Kelch eingeschlossen sind. Sie ist auf den Druck desselben beim Hervorschieben der Kronblätter zurückzuführen. Am Schiffchenkiel entsteht dabei ein Flügel, dessen innere Begrenzung vom Griffel gebildet wird (IV, 10).

Die Fahne zeigt am Übergang vom Nagel zur Platte zwei scharfe, nach innen vorspringende Falten. Dieselben entstehen, wenn die Fahne noch im Kelch eingeschlossen ist und ihre Ränder in der Medianebene zusammenstoßen. Ihr Verlauf entspricht einem Zusammenschieben von oben hinten nach unten vorn (IV, 4, 7).

Am auffälligsten ist die Gestalt des Schiffchens mit dem langen, scheinbar scharf abgesetzten Schnabel und dem geflügelten, hin und her gebogenen Kiel (IV, 10). Die erste Anlage des Schnabels entsteht schon zu der Zeit, wo alle innern Teile in der Kelchröhre verborgen sind. Das Schiffchen wird bis weit nach vorn durch den breiten Griffel auseinandergehalten, an der Spitze dagegen durch den Kelch eingeengt (IV, 1). Lange Zeit zeigt sich an der Spitze keine wesentliche Änderung (IV, 5). Um die Ausbildung des Schnabels in den letzten Entwicklungsstadien verstehen zu können, müssen wir die räumlichen Beziehungen der Teile genau ins Auge fassen (Fig. 6, *A*). Das Schiffchen steht mit der Spitze und mit den hintern Teilen des Oberrandes im Kontakt mit der Fahne. Die Grenzen der Falten auf der Ober(Hinter)

[1]) Lang, Labiaten etc.

seite und die der plattgedrückten Teile am Kiel sind durch die Lage von Staubgefäßen und Griffel gegeben.

Ich nehme an, daß das Wachstum des Schiffchens wie bei *Lathyrus latifolius* einfach eine stärkere Krümmung des ganzen Blattes hervorzubringen strebt (Fig. 6, *B*). Die Fahnenplatte wird bei der Streckung der Kornblattnägel etwas stärker nach vorn geschoben als die Platten von Flügel und Schiffchen. Beim Gegeneinanderwirken von Fahne und Schiffchen ist die Fahne stärker unten, beim Übergang zum Nagel; das Schiffchen ist stärker an der Spitze, wo es durch die Zusammenfaltung des Kiels versteift ist. Das Resultat ist ein Zusammenschieben des Schiffchens im untern Teil und eine stärkere Aufrichtung der Fahne durch den

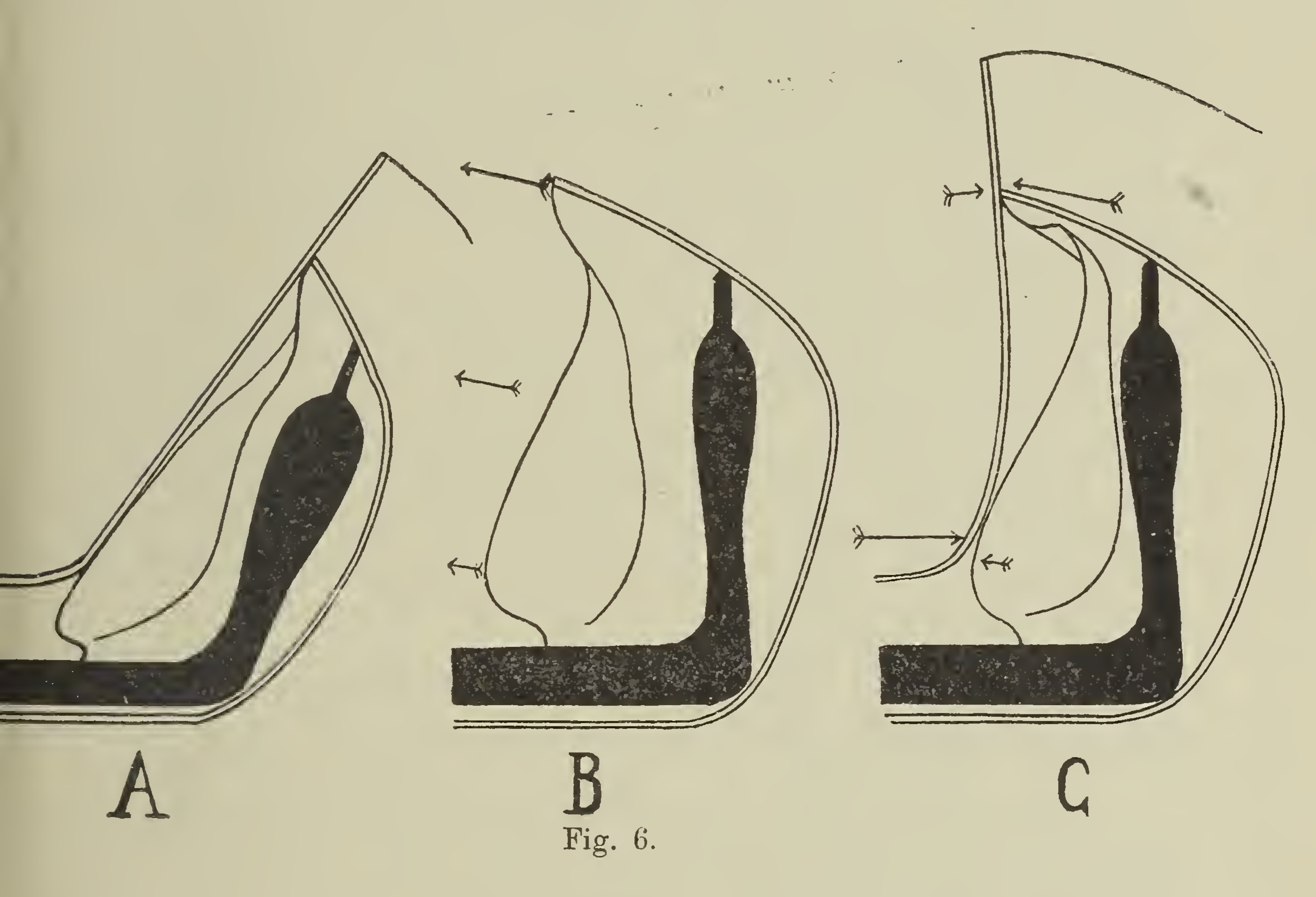


Fig. 6.

Druck der Schiffchenspitze (Fig. 6, *C*). Analog wirken Fahne und Flügel gegeneinander; auch der Flügelrand wird im untern Teil eingedrückt (IV, 8, 9). Die Form der Schiffchenfalten wird weiter dadurch bestimmt, daß Staubgefäße und Stempel sich weniger gestreckt haben als das Schiffchen (Fig. 6, *A, B*). Die platt aneinander liegenden Ränder des Schiffchens weichen in den Hohlraum hinein aus, der sich über dem Griffel gebildet hat (Fig. 6, *B, C*). Der plattgedrückte Teil des Schiffchenkiels biegt sich hin und her, weil die Fahne der Bewegung der Schiffchenspitze Widerstand leistet (Fig. 6, *C*).

II. **Lathyrus Clymenum** DC. Charakteristisch ist für den Stempel die deltoidförmige Griffelplatte. Die kurzen Außenkanten derselben tragen die Narbe. Infolge Platzmangels sind die Ränder teilweise umgeschlagen; auch kommen vorübergehende Drehungen

des Griffels um die Längsachse vor. Der Griffel richtet sich schließlich senkrecht auf. Seine Spitze gleitet dem Schiffchenkiel entlang ohne die Fahne zu erreichen (VI. 3. 12). Der Kelch wird auf der Oberseite tief gespalten (VI. 4, 8).

Die Kronblätter zeigen früh ein starkes Breitenwachstum. Ihre Unterränder stoßen in der Medianebene aufeinander, während sie noch ganz in der Kelchröhre verborgen sind. Da die Ränder glatt sind, werden sie übereinander geschoben (VI. 1). Sie behalten diese gegenseitige Lage bis zum Öffnen der Blüte bei (VI. 9. 10). Die Reihenfolge der Deckung ist sehr wechselnd. Es kann der linke oder der rechte Flügel den andern decken, ebenso die linke oder die rechte Fahnenhälfte die andere. Ich fand auch einige Fälle, wo Fahne und Flügel der einen Seite sich über die Fahne der andern Seite legten; es trat dann ein Streifen des hellgefärbten Flügels zwischen den dunkelgefärbten Fahnenteilen hervor. Die Deckungsverhältnisse der Kronblätter beeinflussen auch die die äußere Form der Knospe; die Fahne läuft in eine scharfe Spitze aus (VI. 1. 4. 9); der Querschnitt ist viel stärker abgerundet als bei *Lathyrus latifolius* und *nissolia*.

Die Fahne zeigt am Grunde zwei lange, hohle, nach innen vorspringende Hörner. Dieselben sind schon früh deutlich angelegt (VI. 5. 7). Sie beginnen als kurze Falten, die in ihrer Richtung wie die Fahnenfalten von *Lathyrus nissolia* auf ein Zusammenschieben von den zusammenstoßenden Fahnenrändern her hinweisen. Ihre Umbildung zu den Hörnern läßt sich aber durch die bisher benutzten Gesichtspunkte nicht erklären. Ich will noch hinzufügen, daß wir hier die extreme Ausbildung einer allgemein verbreiteten Erscheinung vor uns haben; bei anderen Arten finden sich alle Zwischenformen zwischen diesen Hörnern und einfachen Falten. Meine Beobachtungen lassen es mir wahrscheinlich erscheinen, daß alle früh angelegten Kronblattfalten das Bestreben haben, sich zu verschärfen unabhängig von weiterer mechanischer Beeinflussung.

Es wird nötig sein, bei weiteren Untersuchungen genauer auf solche Erscheinungen zu achten; ich will hier nur kurz auf die Möglichkeit einer einfachen Erklärung hinweisen. Wir betrachten einen schematisierten Querschnitt durch eine Falte (Fig. 7, *A*). Der Zuwachs in der Richtung der Fläche soll rascher erfolgen als der Zuwachs der Dicke. Der Bogen $A\,C$ soll übergehen in $A'\,C' = A\,C\,\alpha$, entsprechend der Bogen $B\,D$ in $B'\,D' = B\,D\,.\,\alpha$. Die Blattdicke $A\,B$ soll wachsen auf $A'\,B' = A\,B\,.\,\beta$. α und β sind Faktoren größer als 1; α ist größer als β. Für Kreisbogen läßt sich das Resultat leicht berechnen; es ist dergestalt in Figur 7, *B* für $\alpha = 1{,}5$ und $\beta = 1{,}2$. Das Wesentliche ist eine Verschärfung der Falte.

Am Schiffchen bildet sich ein kurzer Schnabel; er erklärt sich in gleicher Weise wie bei *Lathyrus nissolia* (VI. 11). Der Oberrand von Flügel und Schiffchen zeigt Falten, die dem Druck gegen die Fahne entsprechen; auf den Platten finden sich Eindrücke, die von den Fahnenhörnern hervorgebracht werden (VI. 6. 10. 11). Am Grunde des freien Staubfadens entsteht bei der

Bildung der Honigöffnungen eine scharfe Knickung; der Teil des Fadens, der der Röhre aufliegt, wird dabei nach rückwärts gezogen (VI. 12).

III. **Lathyrus hirsutus** L. Der Griffel ist stark verbreitert; die Narbe ist ein endständiges Köpfchen. Bei der Aufrichtung

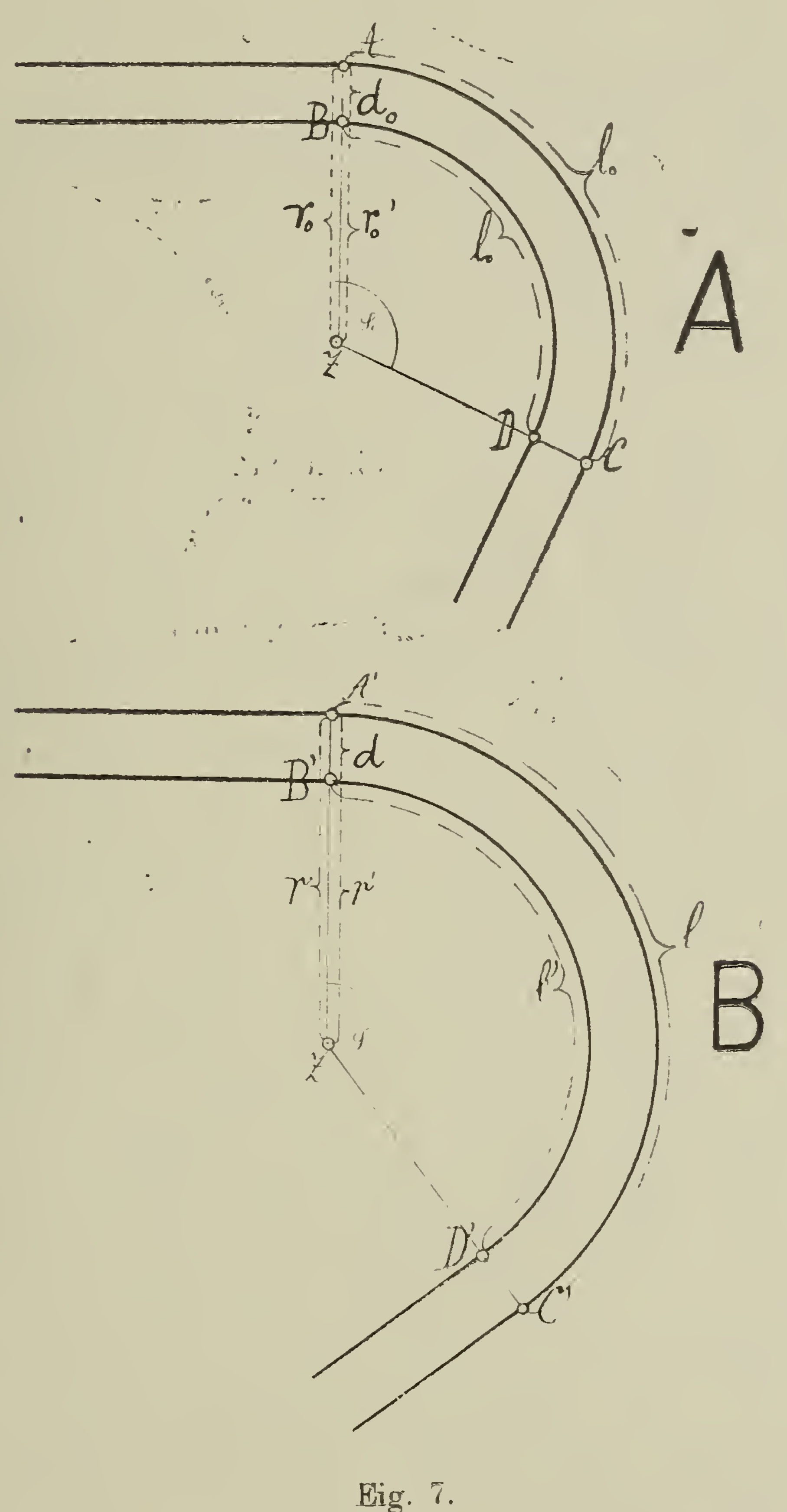


Fig. 7.

dreht der Griffel seine obere Fläche nach links und zwar so stark, daß die Griffelplatte in die Medianebene zu liegen kommt. In Übereinstimmung damit ist das Schiffchen vollkommen symmetrisch gebaut (IV. 17. 18).

Die Ränder von Fahne und Flügel sind schon früh übereinandergeschoben, wieder mit wechselnder Reihenfolge der Deckung.

Daneben wird die Knospenform dadurch beeinflußt, daß sich der Kelch früh trichterförmig erweitert (IV. 13. 14). Später tritt eine Aufwärtsbiegung des Fahnenkiels ein (IV. 15). Die Fahne zeigt am Grunde der Platte zwei schwache Längsfalten; die Flügel zeigen je eine einfache Falte am Oberrand; das Schiffchen ist fast ungefaltet (IV. 15. 16).

IV. **Lathyrus sativus** L. Der junge Stempel besteht aus einem kurzen Fruchtknoten und einer langen schmalen Griffelplatte mit endständiger Narbe. Der Fruchtknoten verlängert sich später sehr stark; zwischen Fruchtknoten und Griffelplatte wird der runde Griffelstiel eingeschoben. Die obere, behaarte Fläche der Griffelplatte wendet sich nach links (V. 3, 4, 15, 17).

Die auffällige doppelte Knickung des Griffels erklärt sich durch seine Beziehungen zum Schiffchen. In Analogie zu dem Verhalten bei *Lathyrus latifolius* nehme ich an, daß sich der Griffel ohne den Widerstand des Schiffchens gleichzeitig um seine Längsachse drehen und schräg nach oben stellen würde. Der Griffel selbst würde dabei gerade bleiben und auf die rechte Seite der Medianebene zu liegen kommen. Die Griffelspitze gelangt bald zum Kontakt mit dem Schiffchenkiel und wird von diesem bei seiner fortschreitenden Aufwärtskrümmung mitgeführt; die Biegung zwischen Griffel und Fruchtknoten verschärft sich dabei bis zum spitzen Winkel (V. 14. 15). Infolge der asymmetrischen Stellung des Griffels stößt die Griffelspitze auch nach rechts am Schiffchen an und wird von diesem nach links zurückgedrängt. Der feste runde Griffelstiel behält seine Stellung; die dünne Griffelplatte kann einem Druck von rechts nach links, also senkrecht zu ihrer Fläche, nur geringen Widerstand leisten und biegt darum nach links hinüber. (V. 17.) Die Griffelspitze kommt nie zur Berührung mit dem Fahnenkiel; die Krümmung des Griffels bleibt darum im Gegensatz zu *Lathyrus latifolius* auf zwei Stellen beschränkt.

Wie der Stempel durch das Schiffchen, so ist auch dieses durch den Stempel in seiner Form stark beeinflußt. Der Schiffchenkiel verliert sehr früh seine gleichmäßige Rundung; er ist an den Stellen, wo die Griffelspitze und das Ende des Fruchtknotens mit ihm in Kontakt stehen, herausgedrückt. Bei der starken Streckung des Fruchtknotens erzeugt sein Ende schließlich eine scharfe Ecke im Schiffchenkiel (V. 6, 7; 11, 12; 14, 15). Auch die Asymmetrie des Griffels überträgt sich auf das Schiffchen. In den letzten Entwicklungsstadien schiebt sich das Schiffchen beträchtlich über den Griffel hinaus und nimmt beim Vorbeigleiten an demselben eine schraubenförmige Drehung an (V. 16. 17).

Die Raumverhältnisse der Knospe sind ursprünglich die gewöhnlichen. Die kurze Kelchröhre wird aber an der Mündung rasch erweitert; Fahnenkiel und Schiffchenkiel weichen von der Ursprungsstelle an stark auseinander (V. 1, 5, 8). Der Fahnenkiel erhält dabei eine Knickung nahe am Grunde; damit sind zwei kurze Falten verbunden, die auf der Innenseite scharf vorspringen. Der Teil, der aus der Kelchröhre hervortritt, wird noch etwas

nach oben zurückgedrängt. Die Falten am Grunde der Fahnenplatte sind schwach entwickelt (V. 9, 13).

An den Flügeln bilden sich im äußern Teil der Oberränder zwei scharf nach außen vorspringende Ecken. Ihre Bildung beginnt mit einer unregelmäßigen Fältelung.[1]) Von den zahlreichen kleinen Falten verstärkt sich je eine auf Kosten der andern und zwar an der Stelle, wo sich die Schiffchenspitze zwischen die Flügelränder hineindrängt (V. 10. 18).

V. **Lathyrus tingitanus** L. Der Griffel dreht sich sehr stark um seine Längsachse. Die Griffelspitze stößt in jüngeren Entwicklungsstadien im Winkel zwischen Fahnenkiel und Schiffchenkiel an; der Griffel legt sich dementsprechend bogenförmig an den Schiffchenkiel (VI. 19. 20). Am Schluß bleibt die Griffelspitze zurück und die Schiffchenspitze bildet vor ihr einen schwachen Schnabel. Die Asymmetrie des Griffels führt zu einer Asymmetrie des Schiffchens (VII. 5. 6. 7. 8).

Fahne und Flügel entwickeln sich früh sehr stark in die Breite und schieben ihre glatten Ränder auf der Unterseite übereinander[2]) (VI. 13. 14). Die Basallappen der Fahne sind scharf ausgeprägt. Die Flügel bilden auch am Unterrand Basallappen (VII. 2. 3. 4). Neben der Einrollung der Ränder ist namentlich die starke Aufrichtung der Kronblätter für den Habitus der Knospe charakteristisch (VI. 17; VII. 3). In Übereinstimmung damit zeigt der Flügelnagel eine ungewöhnlich starke Spannung. Nach dem Loslösen des Flügels krümmt er sich so stark gegen den Basallappen zu, daß die Tangenten an sein inneres und äußeres Ende miteinander einen Winkel von 60° bilden (VII. 4). Beim Schiffchennagel, der hier auch eine Spannung aufweist, ist der entsprechende Winkel 120—160°.

Ich konnte in mehreren Fällen experimentell nachweisen, daß die Aufrichtung der Kronblätter durch den Widerstand des Kelches stark gehemmt wird, indem ich diesen oben bis zur Basis spaltete. Fig. 10, Taf. VII zeigt eine solche Blüte, bei der das Wachstum von Fahne und Flügel, namentlich die Streckung der Kronblattnägel, gehemmt waren. In andern Fällen stellte die Fahne ihr Wachstum ganz ein, und die Hemmung betraf auch noch den Fruchtknoten (VII. 9).

Die intensive Färbung der Krone bot Gelegenheit, die Frage zu prüfen, wie diese durch das Licht und durch die gegenseitige Bedeckung der Kronblätter beeinflußt wird.

Die Fahne ist lila, im mittleren Teil der Platte intensiv rot. Die Knickungsstelle ist außen, der Fahnennagel beidseitig ungefärbt. Am Flügel sind ebenfalls die Teile am Grunde der Platte ungefärbt. Die Grenze der Färbung verläuft unregelmäßig: sie

---

[1]) Für die Erklärung derselben vergleiche man weiter unten die Besprechung der Flügelfalten von *Lathyrus vernus*. p. 225.

[2]) Auf den Zeichnungen sind drei Arten der Deckung dargestellt: Rechte Fahnenhälfte und rechter Flügel decken (VI. 13, 14); linke Fahne und linker Flügel (VI. 17, 18); rechte Fahne und linker Flügel (VII. 3. 4).

scheint teilweise mit der Bedeckung durch die Fahne zusammenzufallen. Das Schiffchen ist innen beinahe ungefärbt; außen verschwindet die Färbung gegen die Spitze und Basis allmählich. Schärfer begrenzt sind die ungefärbten Teile, denen die Flügelfalten aufliegen.

Wir wollen damit die Färbung einer noch nicht ausgefärbten Knospe mit umgerollten Fahnenrändern vergleichen. An der Fahne nimmt die Färbung vom Kiel gegen die Ränder allmählich ab; da wo der eine Fahnenrand über der Fahnenplatte liegt, findet sich eine scharfe Grenzlinie. Der grüne Fleck an der Knickungsstelle ist au h gegen den Nagel zu von gefärbten Teilen begrenzt. Am Nagel hört die schwache Färbung mit einer scharfen Grenze da auf, wo die Kelchzipfel anliegen. Innen ist die Färbung der Fahne viel blasser und hauptsächlich auf die Nerven beschränkt. Die Flügel sind erst blaßrot; etwas stärker gefärbt ist der Oberrand; das Schiffchen ist beinahe farblos.

Einige Blütenknospen wurden während zwei bis drei Wochen in schwarzes Papier eingehüllt. Die grünen Teile, die mit verdunkelt worden waren, vergilbten; die Färbung der Blüten war bedeutend weniger intensiv als sonst, aber ihre Verteilung normal. Durch Entfernung der deckenden Kronblatteile wurden Flügel oder Schiffchen dem Lichte direkt ausgesetzt; die Folge war immer eine intensivere Färbung der freigelegten Teile, nur der Grund der Nägel blieb immer farblos.

Aus den angeführten Tatsachen können wir einige Schlüsse über das Zustandekommen der Färbung ziehen. Direkte Folge der verschieden starken Lichtwirkung sind die scharfen Grenzlinien, die wir gefunden haben. Je unmittelbarer das Licht wirkt, desto intensiver wird die Farbe. Vermutlich ist darauf auch die Abnahme der Färbung von außen nach innen, von Fahne zu Flügel und Schiffchen zum großen Teil zurückzuführen. Viel entscheidender als diese äußern Bedingungen sind die innern. Wir müssen hier an chemische Bedingungen oder Stoffe denken, die sich von den Nägeln her über die Kronblätter verbreiten, an solche, die eine Färbung hervorbringen, und an andere, nicht so weit vordringende, die sie verhindern. Der dunkle Fleck auf der Fahnenplatte und der helle Fleck an der Knickungsstelle der Fahne entsprechen chemischen Vorgängen, die von einem Punkte ausgehen. Solche Flecken finden sich bei andern Arten auf der Flügelplatte oder an der Schiffchenspitze.

VI. **Lathyrus vernus** (L.) Bernh. Der Griffel ist von oben nach unten zusammengedrückt. Die Narbe bildet ein endständiges Köpfchen. Der Griffel richtet sich allmählich senkrecht auf; die Narbe gleitet dabei dem Schiffchenkiel entlang (VII. 15; VIII. 14, 15). Der anfangs gleichmäßig gerundete Schiffchenkiel erhält durch das Vorwärtsdrängen des Fruchtknotens eine scharfe Ecke (VII. 14. 19; VIII. 4, 14). An einer kurzen Stelle, wo sich die Staubbeutel nie an ihn anlegen, ist der Schiffchenkiel schmal geflügelt. In analoger Weise wie bei *Lathyrus nissolia* bildet sich am Schiffchen

in den letzten Entwickelungsstadien ein kurzer Schnabel (VIII. 4, 5; 14, 15).

Möglichst vollständig will ich bei dieser Art die Formveränderungen der Flügel darstellen. Ich beginne mit der Umgrenzung der gefalteten Teile. Durch die Vermittlung des Schiffchens hängt dieselbe von der Lage der Staubbeutel ab. Der wechselnden Stellung derselben entsprechen zwei verschiedene, nacheinander auftretende Grenzlinien (VII. 19; VIII; 1, 4, 5). Im Zusammenhang mit den Raumverhältnissen schreitet die Faltenbildung von hinten nach vorn weiter; sie ergreift zuletzt den ganzen Oberrand

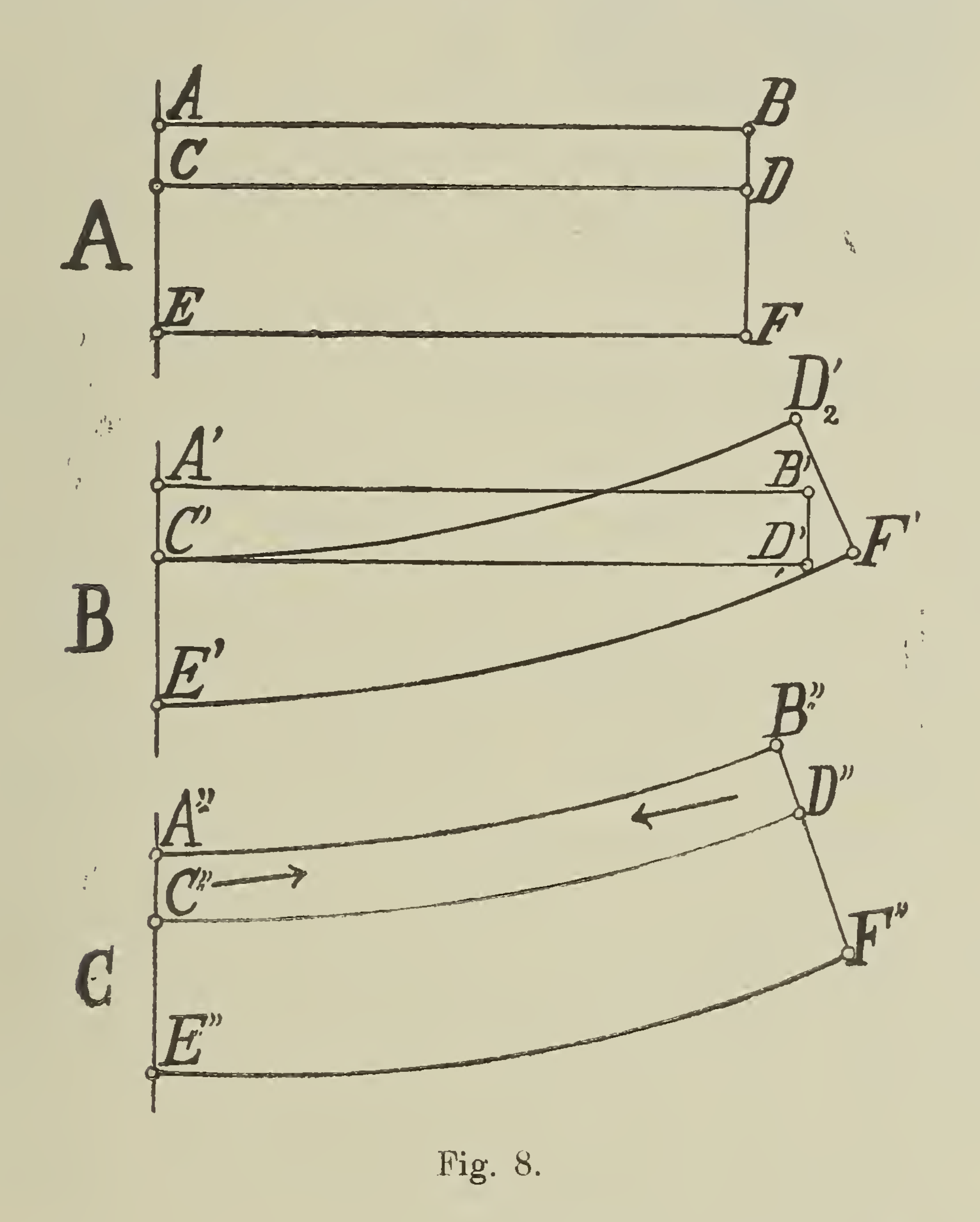


Fig. 8.

(VII. 13, 18; VIII. 3). Wie der Fahnenkiel, so bildet auch der Oberrand des Flügels am Ende der Kelchröhre eine Knickung aus (VIII. 6, 7). An dieser Stelle springt der Oberrand scharf nach innen vor; es bilden sich dadurch auf der Innenfläche der Flügel zwei scharf abgesetzte Basalkörper, die in der Medianebene sich durch ihren gegenseitigen Druck abplatten (VIII. 8, 13). Der Umriß des Oberrandes wird zuletzt noch dadurch verändert, daß die Knickungsstelle der Fahne gegen ihn vorgeschoben wird (VIII. 7, 12). Die Fahnenhörner bringen Vertiefungen auf der Mitte der Flügelplatte hervor (VIII. 3, 7, 12).

Besondere Aufmerksamkeit verdient noch die Form der Falten bei ihrem ersten Auftreten. Sie entspricht nicht einem Druck vom

Oberrand des Flügels her, sondern einem Zusammenschieben parallel zu demselben. (VII, 13, 18.) Von außen wirkende Kräfte können dafür nicht verantwortlich gemacht werden, da der Basallappen bald vom Blütengrund wegrückt und dort keinen Widerstand findet. Die Ursache der Faltenbildung muß also in der Wachstumsverteilung des Flügels selbst liegen.

Wir haben früher das Längenwachstum der Organe bei *Lathyrus latifolius* und bei *Lathyrus vernus* miteinander verglichen (Fig. 1, p. 197 und Fig. 5, p. 217). In beiden Fällen zeigte das Schiffchen die größte, die Fahne die kleinste Wachstumsgeschwindigkeit von den Kronblättern. *Lathyrus vernus* wich von *Lathyrus latifolius* dadurch ab, daß die Wachstumsgeschwindigkeit des Flügels diejenige der Fahne nur wenig übertraf. Dementsprechend mache ich für die Verteilung derselben innerhalb des Flügels die folgende Annahme: Das Längenwachstum des Flügels nimmt vom Unterrand her ab; gegen den Oberrand hin wird es allmählich konstant. Die Folgen dieser Verteilung will ich an einem schematischen Fall darstellen (Fig. 8, *A*, p. 225). Im Blatte *A B E F* soll das Längenwachstum von unten her abnehmen; die Abnahme sei proportional zur Entfernung vom Unterrand. In Streifen *A B C D* sei das Wachstum gleichmäßig verteilt. Denken wir uns das Blatt längs *C D* geteilt, so erhalten wir das in Figur 8, *B* dargestellte Resultat.[1]) Bleiben die beiden Blatteile in Verbindung (Fig. 8, *C*), so wird die Krümmung des Teiles $C'' D'' E'' F''$ etwas vermindert, aber der schwächere obere Streifen wird mitgekrümmt; sein oberer Rand $A'' B''$ ist aber gleich der Grenzlinie beider Teile $C'' D''$, also zu lang, um sich der Krümmung glatt anzuschließen; er wird, soweit die Raumverhältnisse es erlauben, nach den Seiten ausweichen.

Bei *Lathyrus vernus* konnte ich sehr deutlich die erste Entstehung der Falten an der Fahnenplatte verfolgen. Sie treten auf, wenn die Fahnenränder in der Medianebene zusammentreffen und der Einfluß der Kelchröhre ein Ausweichen noch verhindert. Die Teile, die bereits ganz aus dem Kelch hervorgetreten sind, platten sich gegenseitig ab (VII. 12. 17; VIII. 2, 11). Die Fahne zeigt von Anfang an eine sehr breite Ansatzstelle; bei der Streckung derselben entsteht darum auch ein ungewöhnlich breiter Fahnennagel. Die Knickung desselben ist verbunden mit einer starken Abplattung von oben her (VIII. 11).

Für den Habitus der Blüte ist die starke Streckung in den letzten Entwicklungsstadien bestimmend; dieselbe betrifft die hintern, dem Blütenboden näheren Teile viel mehr als die vorderen (VIII. 6, 7; 11, 12).

Eine ganze Anzahl von Formveränderungen im Laufe der Entwicklung stehen in Beziehung zur Erweiterung des Blütenbodens. Derselbe ist in jungen Entwicklungsstadien trichterförmig vertieft; später wird er flach und etwas nach innen vorgewölbt. Damit ist eine Drehung der Ansatzstelle des Kelches verbunden. Auf der Oberseite, wo der Kelch schon früh etwas vorgewölbt ist,

---

[1]) Vergleiche oben p. 207.

führt das zur Entstehung eines ausgeprägten Kelchbuckels. Zugleich wird die ganze Oberseite der Kelchröhre nach rückwärts gezogen, und die Kelchröhre erscheint schief abgeschnitten (VIII. 6, 11). Bei der Dehnung des Blütenbods erweitert sich namentlich der Raum

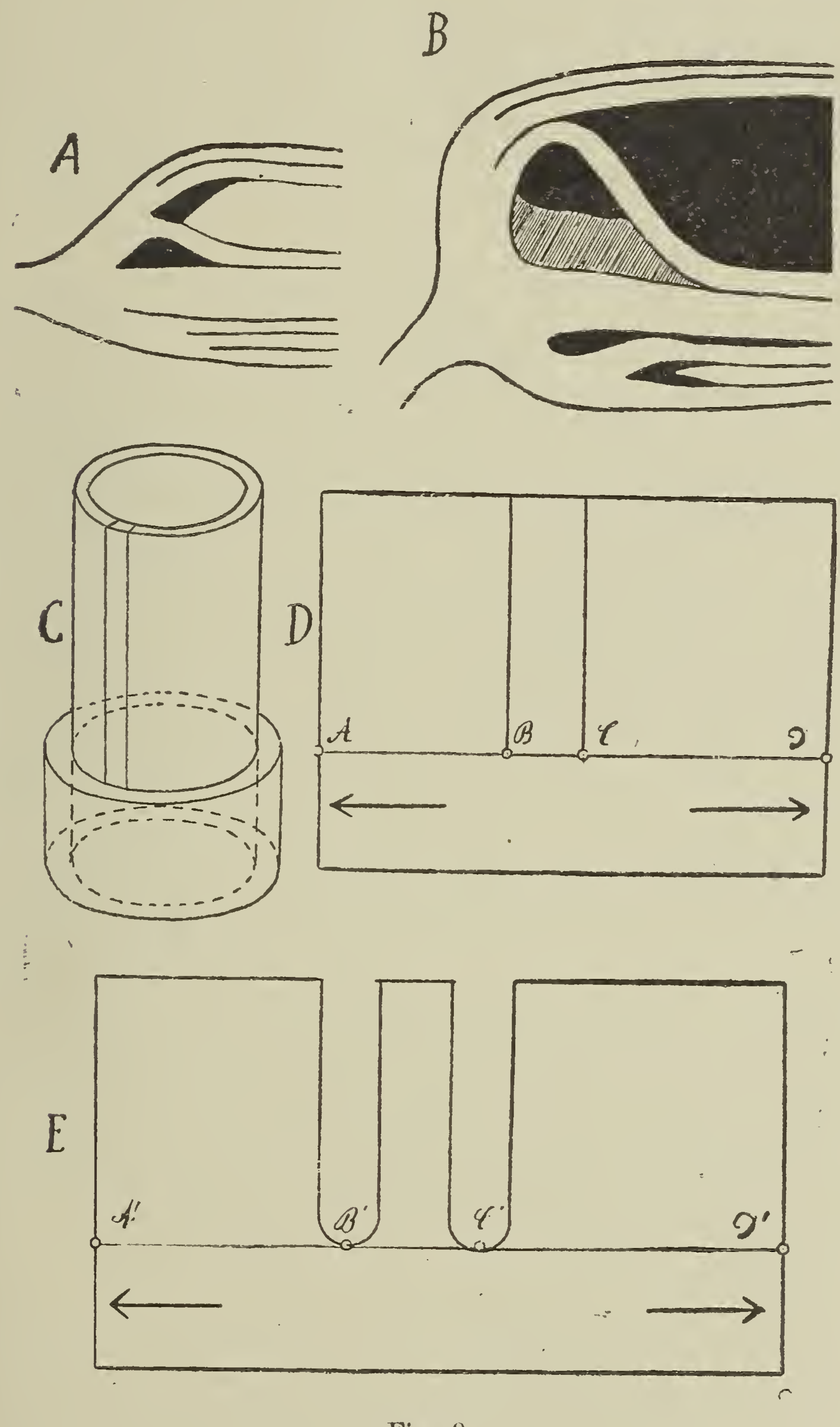


Fig. 9.

innerhalb der Staubfäden (Fig. 9, *A. B*). Staubfäden, Kronblätter und Kelch bleiben eng aneinandergedrückt. Die Ansatzstellen der Staubfäden und der Kronblätter nehmen dabei weniger an Breite zu, als es der Vergrößerung ihrer Ursprungs-

kreise am Blütenboden entsprechen würde.[1]) Besonders auffällig ist dies beim freien Staubfaden und beim Schiffchenkiel. Wie bei allen Lathyrusarten liegt der freie Staubfaden ursprünglich dem Schlitz der Staubfadenröhre dicht an. Mit der fortschreitenden Erweiterung des Blütenbodens treten Lücken auf, die immer breiter werden. Infolge der gleichzeitigen Drehung der Ansatzstelle bildet der freie Staubfaden einen Buckel wie der Kelch (Fig. 9, *B*). Während seiner Streckung tritt im Schiffchennagel eine Längsspalte auf; sie erweitert sich am Blütengrund mehr und mehr und erhält die Form eines spitzen, gleichschenkligen Dreiecks. Jede Hälfte des Schiffchennagels umschließt ein Gefäßbündel.

Wenn wir für das soeben geschilderte Verhalten der Ansatzstellen eine Erklärung geben wollen, so müssen wir von dieser fordern, daß sie allgemein anwendbar und nicht bloß für den vorliegenden Spezialfall gültig sei. Ich will eine solche andeuten, indem ich wieder von meinen früheren Annahmen über die Abhängigkeit des Wachstums von Spannungen ausgehe (p. 213). Figur 9, *C* stellt in schematischer Weise das gegenseitige Verhalten von Staubfadenröhre und Blütenboden dar. Der Staubfadenröhre entspricht der obere, an zwei benachbarten Stellen der Länge nach gespaltene Hohlzylinder; der Blütenboden wird durch den unteren, zum ersten konzentrischen, vollen Zylinder dargestellt. Durch die Verlängerung des Staubfadenzylinders denken wir uns einen inneren Teil des Blütenbodens abgegrenzt. Wir wollen nun annehmen, daß dieser innere Teil (bei der Bildung des Nektariums) eine vergrößerte Wachstumsgeschwindigkeit erhalte. Er wird dabei auf die äußeren Teile einen allseitigen Druck ausüben. Wir betrachten die Wirkung desselben auf die Staubfäden und ihre Verlängerung in den Blütenboden hinein. Figur 9, *D* zeigt den Hohlzylinder aufgerollt; *A D* ist die Grenze der Teile, die dem Blütenboden angehören. Der Druck der inneren Teile macht sich geltend als Zug, der den Hohlzylinder zu erweitern strebt, und zwar mit nach oben abnehmender Kraft auch die Teile, die über den Blütenboden hinausragen. Bei *B* und *C*, wo die Spalten einschneiden, ist der Querschnitt, auf den sich der Gesamtzug verteilt, am kleinsten, also der Zug auf die Flächeneinheit und die Wachstumsförderung am größten. Die Basis der Spalten bei *B* und *C* wird sich also etwas stärker verbreitern als die Basis der Staubfäden (*A B*, *B C*, *C D*), durch Summation dieser Wirkung entstehen die breiten Lücken.

Um die Erklärung in anschaulicher, allerdings weniger strenger Form zu geben, können wir wieder davon ausgehen, daß die Wirkung kleiner Kräfte auf das Wachstum analog ist der Wirkung größerer Kräfte auf das fertige Organ (p. 215). Schneidet man die Figur 9, *D* aus einem Kautschukplättchen heraus und übt darauf

---

[1]) Es ist eine ganz allgemein verbreitete Erscheinung, daß beim Wachstum einer Mutterachse die Ansatzstellen der Seitenorgane (Blätter) nicht mitgedehnt werden. Einen abweichenden Fall hat Weiße studiert bei der Bildung des unterständigen Fruchtknotens der Onagraceen. (Weiße, Beitrag . . .)

einen Zug aus in der Richtung der Pfeile. so erweitern sich die Spalten zu breiten Lücken (Fig. 9, *E*).

Beim Kelch fehlen die Spalten, er dehnt sich also auf dem ganzen Umfang gleichmäßig aus. Die Kronblattnägel verhalten sich analog wie der freie Staubfaden. Das besondere Verhalten des Schiffchennagels rührt davon her, daß er zwei Gefäßbündel enthält. Diese sind fest mit dem Gewebe des Blütenbodens verbunden und werden darum mit größerer Kraft auseinandergerückt; der Schiffchennagel kann nicht rasch genug in die Breite wachsen und wird darum gespalten.

3. Kapitel.

Viciaarten.

Die Unterschiede zwischen den Gattungen *Vicia* und *Lathyrus* sind ähnlicher Art wie diejenigen zwischen den einzelnen Lathyrusarten. Ich will hier einige derselben hervorheben, ohne dabei auf Übergangsformen und auf die gegenseitige Abgrenzung der Gattungen einzugehen.

Für die Gattung *Vicia* charakteristisch ist der walzenförmige Griffel; er ist entweder ringsum gleichmäßig behaart, oder er zeigt an den Seiten haarlose Streifen. Unten bilden die Haare häufig eine Art Körbchen. Die Narbe ist kopfförmig. Alle diese Merkmale sind sehr früh fertig ausgebildet.

Die Ansatzstelle der Fahne und damit auch der Fahnennagel, der aus ihr entsteht, sind relativ breit. Das Breitenwachstum der Kronblätter ist bedeutend geringer als bei *Lathyrus;* dazu ist die Streckung am Schluß der Blütenentwicklung viel schärfer ausgeprägt. Beides zusammen bringt die langgestreckte Form der Viciablüte hervor.

Wichtig für die verschiedene Ausgestaltung der Blüten beider Gattungen sind aber vor allem die Verschiedenheiten in der Förderung der unteren Teile der Krone. Am deutlichsten zeigen sich diese am Verhalten des Schiffchens. Bei *Lathyrus latifolius* tritt die Krümmung des Schiffchenkiels erst deutlich hervor, wenn die Kronblätter bereits ziemlich weit aus der Kelchröhre hervorgetreten sind; sie verschärft sich noch stark in den letzten Entwicklungsstadien (I. 10, 13; II. 6). Bei *Vicia pannonica* krümmt sich das Schiffchen schon sehr früh so weit, daß die Spitze wieder gegen den Blütengrund gerichtet ist; wenn die Kronblätter aus dem Kelch hervorgetreten sind, nimmt die Krümmung nur noch wenig zu (IX. 2, 4, 8, 13). Die Förderung der Unterseite macht sich also bei *Vicia* in jüngeren Stadien geltend als bei *Lathyrus;* es handelt sich um die zeitliche Verschiebung einer Wachstumserscheinung.

Weniger klar ist das Verhalten des Flügels. Bei *Lathyrus* läßt sich der Flügel ohne weiteres mit einer Hälfte des Schiffchens vergleichen; er krümmt sich in gleichem Sinn und zur gleichen Zeit. Bei *Vicia* finden wir diese Übereinstimmung nicht; der

Flügel bleibt immer parallel zur Blütenachse. Die Stellung des Basallappens und der Verlauf der Blattnerven führen aber zu der Vermutung, daß die hintern Teile der Flügelplatte tatsächlich die Krümmung erfahren, die wir aus Analogie zu *Lathyrus* erwarten müssen, daß aber die vordern Teile durch den Widerstand des Kelches zurückgehalten werden (IX. 14). Wenn später die Flügelplatte aus dem Kelch hervortritt, hat die Förderung der Unterseite wie beim Schiffchen beinahe aufgehört. Darum zeigt auch die Fahne nur eine ganz geringfügige passive Aufrichtung (IX. 9).

Die Förderung der Unterseite betrifft bei *Vicia* auch die Staubfadenröhre; sie verursacht die bekannte schiefe Endigung derselben; eine Krümmung wird durch den Widerstand des Fruchtknotens verhindert (IX. 12).

I. **Vicia pannonica** Jacq. Der Griffel beginnt sich wie der Schiffchenkiel sehr früh nach oben zu biegen. Beide gelangen dabei bald zur Berührung mit der Innenseite des Fahnenkiels; die Griffelspitze sitzt wieder in dem Winkel von Schiffchenkiel und Fahnenkiel fest, wie wir es bei *Lathyrus latifolius* in viel späteren Entwicklungsstadien gefunden haben (IX. 2, 8, 12, 13; vergl. I, 11, 12, 13). Die Folgen sind hier etwas andere. Der Stempel gewinnt den nötigen Raum für seine Verlängerung durch eine scharfe Biegung am Übergang vom Fruchtknoten zum Griffel einerseits und durch eine Krümmung der Ansatzstelle andererseits. Die letztere hat eine Krümmung des ganzen Blütengrundes zur Folge (IX. 5, 8, 9). Der Widerstand der Griffelspitze hemmt aber auch die Einkrümmung des Schiffchenkiels und erzeugt an der Schiffchenspitze eine Ecke. Beim Fortschreiten der Krümmung springt der Schiffchenkiel immer weiter über die Schiffchenspitze hinaus vor; die Ecke verschärft sich (IX. 4, 2, 8, 13). Die Ausbildung der Form des Schiffchens geschieht ganz unter dem Einfluß der geschlossenen Kelchröhre; es steht oben mit der Fahne, unten direkt mit dem Kelch in Kontakt. Der Verlauf der Nerven scheint ein Zusammendrücken von oben nach unten anzudeuten (IX. 15).

Die Faltung des Flügels beginnt mit zwei flachen Vertiefungen und einer kleinen Falte am Oberrand. Die letztere entwickelt sich später sehr stark (IX. 7, 10, 11). Die Fahne ist sehr einfach gestaltet. Infolge des Widerstandes der Kelchröhre unterbleibt die Knickung des Kiels; infolge der schwachen Breitenentwicklung fallen auch die Falten am Grunde der Fahnenplatte weg.

II. **Vicia dumetorum** L. Die Kelchmündung bleibt noch eng verschlossen, wenn die übrigen Teile der Kelchröhre schon stark ausgedehnt sind. Schließlich wird sie aber aufgesprengt und teilt sich dabei in eine Ober- und Unterlippe mit kleinen Zähnen. Häufig wird der Kelch bei der Spaltung unregelmäßig (XI. 1, 3, 6). Sein Längenwachstum hat zu der Zeit, wo sie eintritt, bereits aufgehört. Vor dem Aufsprengen der Kelchmündung ist der Raum in der Knospe sehr stark ausgenutzt. Der Fahnenkiel ist an der Öffnung vorbei mit scharfer Biegung abwärts gewachsen; ein Rest dieser Krümmung ist noch an der fertigen Blüte zu erkennen (XI.

2, 3, 6). Der Oberrand des Flügels füllt durch seine Faltenbildungen den ganzen Hohlraum über den Staubfäden aus (XI. 4).

Stempel und Schiffchen zeigen sehr einfache Formen und eine relativ schwache Krümmung. Der Griffel gleitet den Schiffchenkiel entlang und richtet sich dabei senkrecht auf. Die hintere Falte am Flügelrand bildet sich zu einer Grube um; die vordere geht in eine unregelmäßige Fältelung des Randes über (XI. 4, 7). Die Fahnenränder treffen stets nur in den vordersten Teilen aufeinander; die Fahne bleibt darum vollständig glatt (IX. 2, 6).

III. **Vicia silvatica** L. Auch hier zeigt der Kelch in jungen Stadien eine stark verengte Mündung mit schmalen, am Grunde sich deckenden Zipfeln. Er hat aber sein Wachstum noch nicht abgeschlossen, sondern erst die Hälfte seiner endgültigen Länge erreicht. Die Kelchmündung vermag sich darum dem Andrängen der inneren Teile anzupassen; die Kelchzipfel werden dabei an der Basis stark verbreitert und rücken zugleich soweit auseinander, daß die gegenseitige Deckung verschwindet[1]) (X. 7, 8, 11).

Der Griffel kommt erst spät zur Berührung mit dem Schiffchenkiel; seine Biegung wird dabei verstärkt, und er richtet sich senkrecht auf. Gleichzeitig erzeugt das Vorderende des Fruchtknotens am Schiffchen eine scharfe Ecke. Die Krümmung des Schiffchenkiels ist relativ schwach; durch den Widerstand, den die Fahne der Krümmung entgegensetzt, entsteht ähnlich wie bei *Vicia pannonica* eine Ecke an der Schiffchenspitze (X. 9, 10).

Die Faltenbildung der Flügel beschränkt sich auf eine einfache Falte am hintern Teil des Oberrandes; sie formt sich später zu einer Grube um. Die Fahne ist faltenlos. Die Aufrichtung der vordern Blütenteile ist ausgeprägter als bei andern Viciaarten (X. 11, 12).

IV. **Vicia varia** Host. Die Abplattung der Kronblatteile, die den Kelch überragen, tritt hier besonders deutlich hervor. Sie entsteht auch hier dadurch, daß die Kronblätter durch den engen Verschluß der Kelchröhre gezwungen sind, sich vor den Staubbeuteln zusammenzuneigen, und daß sie dabei von links und rechts in der Medianebene zusammenstoßen (X. 1, 2, 3, 5). Stempel und Schiffchen sind einfach geformt. Die Flügel zeigen einen verdickten Basalkörper, eine scharfe Falte am Oberrand und eine langgestreckte Grube auf dem hintern Teil der Platte (X. 4, 6).

Für *Vicia varia* und einige nahe verwandte Arten ist die außerordentlich starke Streckung der Blüten charakteristisch. Auch hier bestätigt sich die Regel, daß ein Teil eines Organs umso stärker verlängert wird, je näher er am Blütenboden liegt. Beim Stempel zeigt sich dies am Längenverhältnis von Griffel und Fruchtknoten, bei den Staubgefäßen am Verhältnis von Staubbeuteln,

[1]) Dieses Verhalten habe ich schon einmal bei *Lathyrus latifolius* beschrieben (p. 204). Es läßt sich nachahmen an einem Stück Kautschukschlauch, in dem man einen schiefen Längsschnitt anbringt, so daß die Schnittränder sich decken. Die Spalte verhält sich beim Erweitern des Schlauches ganz wie die Spalte zwischen zwei Kelchzipfeln.

freien Teilen der Staubfäden und Staubfadenröhre. Auch die Teile des Flügels können wir mit Hilfe einiger fester Punkte unter sich vergleichen; wir wollen dazu das Hinterende des Basallappens, die Ursprungsstelle desselben und die Falte am Oberrand benutzen (X. 4, 6). Im gleichen Zeitraum verlängern sich die dadurch begrenzten Teile folgendermaßen: Der Nagel auf das achtfache, der Basallappen auf das vierfache, der hintere Abschnitt der Platte auf das zweifache, der vordere Abschnitt auf das $1^1/_4$ fache.

Bei der Erweiterung des Blütenbodens entsteht auf der Oberseite ein starker Buckel an Kelch und Fahne. Da die Dehnung auch Teile über dem freien Staubfaden betrifft, sind die Öffnungen am Grunde der Staubfadenröhre verhältnismäßig schwach ausgebildet (X. 1, 5, 6).

V. **Vicia Faba** L. Der derbe, schwarzgefärbte Kelch setzt sich scharf vom Blütenstiel ab. Die Kronblätter sind in den jüngeren Entwicklungsstadien sehr zart gebaut.

Die Kelchzipfel zeigen anfangs an der Basis gegenseitige Deckung; bei der Erweiterung der Kelchmündung verschwindet sie (XI. 8, 12). Die Ränder von Fahne und Flügel schieben sich noch innerhalb der geschlossenen Kelchröhre übereinander. Dadurch entsteht wie bei *Lathyrus Clymenum* und *tingitanus* eine charakteristische Zuspitzung der Knospe. Die Teile der Flügel, welche das Schiffchen überragen, verschaffen sich den Raum für die Breitenentwicklung außer dem Übereinanderschieben der Unterränder auch durch zwei Längsfalten (XI. 9, 10, 12).

Die Griffelspitze kommt ziemlich früh in die Schiffchenspitze und sitzt dort im Winkel von Schiffchenkiel und Fahnenkiel fest. Da der Griffel relativ kurz bleibt, kommt es neben der senkrechten Aufrichtung nur zu einer schwachen Krümmung des Griffels selbst. Dagegen wird das Schiffchen zu kurz für den Fruchtknoten, und dieser biegt am Grunde nach der Seite aus (XI. 16). Der Schiffchenkiel ist anfangs gleichmäßig gerundet; später erhält er zwei Ecken, eine durch das Vorderende des Fruchtknotens, die andere durch das Ende des Staubbeutelzylinders (XI. 11; 15, 17).

Der Oberrand des Flügels bildet im hinteren Teile drei parallele Falten, deren Umriß durch die Lage zu den Staubbeuteln und zur Staubfadenröhre bestimmt ist. Die vorderste geht in eine starke Sförmige Krümmung des Oberrandes über; die beiden hintern ziehen sich vom Rande zurück und bilden Vertiefungen, die auf der Innenfläche als Höcker erscheinen (XI. 10; 13, 14).

VI. **Vicia sativa** L. *Vicia sativa* zeigt in manchen Punkten ein ähnliches Verhalten wie *Vicia Faba*, namentlich in Bezug auf das Überschieben der Kronblattränder und die Faltenbildung am Flügel (XI. 19, 20). Der Schiffchenkiel zeigt zwei Ecken, in denen anfänglich Ende des Fruchtknotens und Griffelspitze, später Ende des Fruchtknotens und Ende des Staubbeutelzylinders liegen. Die Griffelspitze erreicht die Fahne nie. Eine dritte, nach innen vorspringende Ecke des Schiffchenkiels entsteht in gleicher Weise wie bei *Vicia pannonica* und *silvatica* (XI. 21).

VII. **Vicia tetrasperma** (L.) Mönch. Die Blüten sind sehr klein, nur 5 mm lang. Es sind aber keineswegs Hemmungsbildungen, sondern sie zeigen Merkmale, die auch bei anderen Arten erst in späteren Entwicklungsstadien auftreten: Die Aufrichtung der vordern Blütenteile, die starke Streckung der Staubfäden und der Kronblattnägel, die Bildung der Honigöffnungen am Grund der Staubfadenröhre. Die Griffelspitze ist im Winkel von Schiffchenkiel und Fahnenkiel eingespannt; der Griffel ist in seiner ganzen Länge gekrümmt (X. 13—15).

VIII. **Vicia hirsuta** (L.) Koch. Auch die Blüten dieser Art, die nur 3—4 mm Länge erreichen, sind keine Hemmungsbildungen. Charakteristisch ist die ungewöhnliche Entwicklung des Fruchtknotens, die zum Auseinandersprengen der Staubfadenröhre führt und auch die Bildung von Falten an Flügel und Schiffchen verhindert (IX. 16—20).

4. Kapitel.

Die Bedeutung der Untersuchungsresultate.

I. **Zusammenfassung.** In der Einleitung habe ich die Frage aufgestellt: In welchem Umfange ist die Ausbildung der Schmetterlingsblüte durch die gegenseitige mechanische Einwirkung der Teile im Verlauf der Entwicklung bedingt? Zur Beantwortung dieser Frage wäre eine Reihe weiterer Untersuchungen wünschenswert. Ich nenne namentlich die genaue, messende Verfolgung des Wachstums, Untersuchungen über Vermehrung und Formveränderungen der Einzelzellen, weitere Prüfung der gemachten Annahmen durch das Experiment. Man möge das Fehlen dieser Untersuchungen damit entschuldigen, daß es sich um eine junge Forschungsrichtung handelt, bei der man Schritt für Schritt neuen Problemen gegenübersteht, die zu weiteren Forschungen auffordern. Das vorgebrachte Tatsachenmaterial scheint mir aber doch jetzt schon genügend, um den Versuch zu einer allgemeinen Beantwortung der gestellten Frage zu rechtfertigen.[1])

Bevor ich auf die Frage nach der Bedeutung der mechanischen Beeinflussung eintrete, will ich noch einmal kurz darauf hinweisen, wie sie zustande kommt. Zug und Druck wirken regulierend auf das Wachstum. Wo zwei Organe gegeneinander drücken, tritt eine Hemmung desselben ein, die dem Steigen des Druckes

[1]) Dabei lasse ich allerdings eine Reihe wichtiger Vorgänge, die sich in den jüngsten Entwicklungsstadien abspielen und für die Ausbildung der Blüte von grundlegender Bedeutung sind, unberücksichtigt. Dahin gehören die Bildung der ersten Anlagen in ihrer charakteristischen Zahl, Stellung und Form, die Anlage der weiblichen Geschlechtszellen im zentralen Ringwall und der männlichen Geschlechtszellen im anschließenden Kreis von Höckern, die erste Differenzierung von Stempel und Staubbeuteln. Mechanische Beeinflussung bestimmt nach Schwendener die Stellung der Anlagen. Ob sie auch bei andern der genannten Erscheinungen mitwirkt, muß ich unentschieden lassen.

entgegenwirkt; wo ein Organ gezogen wird, tritt eine Förderung des Wachstums ein, die wieder das Anwachsen der Spannung verlangsamt. Große Veränderungen können durch Summation dieser Wirkungen zustande kommen, ohne daß starke Spannungen auftreten.

Die mechanischen Einwirkungen bestehen also im Wesentlichen in einer Beeinflussung der Wachstumsgeschwindigkeit. Das führt uns auf die folgende Fragestellung: Welches sind die Änderungen der Wachstumsgeschwindigkeiten mit dem Ort und mit der Zeit, wenn wir ihre Beeinflussung durch Zug und Druck ausgeschaltet denken? Meine Untersuchungen geben für diese Wachstumsverteilung keinerlei Erklärung; sie zeigen aber, daß sie viel einfacher ist, als wir auf Grund der reichen Differenzierung der fertigen Schmetterlingsblüte erwarten müßten.

Ich beginne die Darstellung der nicht mechanisch bedingten Formveränderungen mit einer Übersicht über das Längenwachstum (Fig. 1, p. 197). Die größten Verschiedenheiten treffen wir zwischen den verschiedenen Blütenkreisen. In den Längenverhältnissen der Organe in den jüngsten Entwicklungsstadien spricht sich noch die Reihenfolge ihrer Anlage aus: Kelch, Stempel und Staubgefäße, Kronblätter. Die Kronblätter zeigen aber ein bedeutend rascheres Wachstum als die andern Teile. Später ist die Geschwindigkeit für Kronblätter, Staubgefäße und Stempel annähernd gleich, während der Kelch sein Wachstum eingestellt hat.

Bei den Unterschieden innerhalb eines Blütenkreises ist immer die Unterseite bevorzugt. Beim Kelch nimmt häufig die Länge der Zipfel von unten nach oben ab, entsprechend der Reihenfolge ihrer Anlage. Wahrscheinlich wirken dabei verschiedene Dauer und verschiedene Geschwindigkeit des Wachstums zusammen. Bei Schiffchen und Flügel nimmt die Geschwindigkeit des Längenwachstums von unten nach oben ab; bei der Fahne ist es in allen Teilen gleich. Der Schiffchenkiel wächst rascher als die Mittelrippen der Flügel; diese wachsen rascher als der Fahnenkiel. Bei *Lathyrus* streckt sich die Staubfadenröhre in alle Teile gleichmäßig; bei *Vicia* sind die unteren Teile gefördert. Entsprechend der früheren Anlage eilen die episepalen Staubgefäße den epipetalen beständig in der Entwicklung voraus. Beim Stempel zeigen sich Ungleichheiten am Übergang vom Fruchtknoten zum Griffel. Meist ist es eine einfache Förderung der Unterseite; bei einem Teil der Lathyrusarten kommt eine Förderung der linken Flanke dazu.

In Bezug auf das Verhalten der Teile eines Organs gilt, wenigstens für spätere Entwicklungsstadien desselben, die Regel, daß die Wachstumsgeschwindigkeit abnimmt mit zunehmender Entfernung von der Ansatzstelle am Blütenboden.

In Bezug auf Breiten- und Dickenwachstum zeigen die einzelnen Blütenkreise noch größere Verschiedenheiten als in Bezug auf das Längenwachstum. Die Kronblätter zeichnen sich vor allen andern Teilen durch ihr starkes Breitenwachstum aus. Sie erreichen dabei die mehrfache Breite ihrer Ansatzstellen.

Der Blütenboden bleibt im Wachstum gegenüber den andern Teilen stark zurück. In den letzten Entwicklungsstadien wächst sein Zentrum verhältnismäßig stark.

Damit habe ich die Grundlagen für die Ausbildung der charakteristischen Blütenformen von *Lathyrus* und *Vicia* kurz zusammengefaßt. Im Folgenden will ich angeben, wie sich die wichtigsten Verhältnisse im Blütenbau daraus ableiten lassen.[1])

Schon bei einer Einzelbetrachtung der Blütenteile lassen sich eine Reihe von Erscheinungen auf die oben dargestellte Wachstumsverteilung zurückführen. Hierher gehören die Hohlform des Schiffchens, die Aufwärtskrümmung von Schiffchen, Flügel und Griffel (p. 206), die Einschaltung der Staubfäden, der Staubfadenröhre und der Kronblattnägel durch die Streckung der schmalen Ansatzstellen bei der allgemeinen Streckung der proximalen Teile, das Auseinanderrücken der Ansatzstellen am Blütenboden (S. 227).

Eine große Zahl von Einzelformen kommt aber erst durch das Zusammenwirken verschiedener Organe zustande. Dies geschieht in sehr verschiedener Art; die hauptsächlichsten Wirkungsweisen sind die folgenden: der Kelch hemmt die Ausbreitung der inneren Teile und wird dabei selbst gedehnt. Die Staubbeutel bilden als kompakter Zylinder einen Widerstand für die Faltenbildung der Kronblätter und bestimmen die Grenzen der Faltung: diese wechseln mit der Verschiebung der Staubbeutel gegen die Schiffchenspitze zu. In jungen Stadien sind die Kronblätter auf den Spaltraum zwischen Kelch und Staubbeuteln beschränkt; bei starker Breitenentwicklung schieben sich ihre Unterränder übereinander; beim Zusammentreffen der Fahnenränder bilden sich häufig Falten am Grunde der Platte. Flügel und Schiffchen stoßen bei ihrer Krümmung auf den Widerstand der Fahne. Bei *Vicia* geschieht dies innerhalb der Kelchröhre, und die Flügel werden parallel zur Blütenachse zurückgekrümmt. Bei *Lathyrus* wird derjenige Teil der Fahne, der aus der Kelchröhre herausragt, nach oben gebogen. Der Widerstand der Fahne führt zu der Spannung im Flügelnagel und zu Faltenbildungen am Oberrand von Flügel und Schiffchen. Da die Schiffchenspitze gegen die Fahne gedrängt wird, liegen Staubgefäße und Stempel in einem vollkommen geschlossenen Hohlraum; dies führt zur gegenseitigen Beeinflussung von Stempel und Schiffchen. Die Einwirkungen auf den Stempel sind verschieden, je nachdem die Griffelspitze im Winkel von Schiffchenkiel und Fahnenkiel festsitzt oder dem Schiffchenkiel entlang gleitet, ohne die Schiffchenspitze zu erreichen. Kleine Ungleichheiten in der Streckung der Kronblattnägel haben zur Folge, daß die Knickungsstelle der Fahne gegen die Ränder von Flügeln und Schiffchen vorstößt. Die asymmetrische Lage, die der Griffel bei einigen Lathyrusarten annimmt, führt durch Änderung der Raumverhältnisse zur Asymmetrie des Schiffchens und der Flügel.

[1]) Für Einzelheiten vergleiche man die früheren Ausführungen.

Diese kurze Zusammenstellung wird genügen, um zu zeigen, daß die Organe in überaus mannigfaltiger Weise aufeinander einwirken. In dieser Mannigfaltigkeit liegt die Ursache für die reiche Gliederung der Schmetterlingsblüte. Auf mechanische Beeinflussung zurückzuführen sind die für die einzelnen Arten charakteristischen Eigentümlichkeiten in der Krümmung des Stempels, des Schiffchenkiels, der Flügelnerven, des Fahnenkiels, dazu die Faltenbildungen der Kronblätter. Wichtiger scheint mir aber ein anderes Resultat. Das Zusammenpassen der Blütenteile läßt sich vollständig erklären durch die mechanische Beeinflussung des Wachstums. Es ist also nicht nötig, für dieses Zusammenpassen besondere innere Ursachen des Wachstums anzunehmen. Die Einzelmerkmale, die sich auf mechanische Einwirkungen zurückführen ließen, erscheinen von einem allgemeineren Gesichtspunkte aus nur als Nebenerscheinungen bei der Anpassung der Teile aneinander.

Wir müssen erwarten, daß Erscheinungen analog zu den in dieser Arbeit untersuchten weit verbreitet sind. Für eine zweite Familie, die Cruciferen, hat Günthart[1]) gezeigt, daß zahlreiche Merkmale, namentlich die Drehungen der Staubbeutel und die Formen der Nektarien sowie der Honigzugänge mechanisch bedingt sind. Bei der großen Verschiedenheit zwischen Schmetterlingsblüte und Kreuzblüte ist die prinzipielle Übereinstimmung besonders wertvoll; sie zeigt sich namentlich auch darin, daß in beiden Fällen die frühzeitige Ausbildung der Staubbeutel und ihre nachträgliche Verschiebung durch die Einschaltung der Staubfäden das Auftreten einer Reihe von Merkmalen bedingt. Günthart ist wohl der erste, der in umfassender Weise die Folgen mechanischer Beeinflussung auf die Ausbildung der Blüten studiert hat; als einen Vorläufer für eine derartige Betrachtungsweise führe ich eine kleine Arbeit von Godron über die Fumariaceen an.[2])

Ausgehend von den Erscheinungen der Regeneration im Tierreich schreibt Morgan[3]) den mechanischen Einflüssen eine sehr große Bedeutung zu. Er sagt: „Die Zellen des lebenden Körpers hängen mit ihren Zellwänden fest zusammen. Wenn nun ein Teil des Organismus entfernt wird, so wird das Spannungssystem, das sich innerhalb eines Komplexes fest zusammenhängender Zellen ausbilden muß, und auf dem dieser Zusammenhang beruht, offenbar mit einem Schlage aus seinem Gleichgewichtszustand gebracht, und dies führt wiederum zu einer Verschiebung und Neuordnung der Beziehungen der einzelnen Zellen zueinander, bis das Gleichgewicht wiederhergestellt ist. Diese Vorgänge, rein physikalischer Natur, sehe ich als die Grundlage allen[4]) regulatorischen Geschehens im Organismus an." Mit diesen Anschauungen stimmen die Resultate der vorliegenden Arbeit grundsätzlich überein: die Änderungen im

[1]) Günthart, Prinzipien.
[2]) Godron, Sur les Fumariés.
[3]) Morgan, Regeneration. p. 386.
[4]) Dies ist jedenfalls zu sehr verallgemeinert.

Spannungssystem der Blütenknospe entstehen nicht durch Verletzung, sondern durch ungleichmäßig verteiltes Wachstum.

II. **Beziehungen zu den Resultaten der experimentellen Morphologie.** Um diese Beziehungen klarzumachen, gehe ich nicht von den Einzeltatsachen der experimentellen Morphologie[1]) aus, sondern von den theoretischen Grundbegriffen, die man daraus abgeleitet hat. Dabei halte ich mich speziell an die Darstellung von Klebs[2]): „Alle Gestaltungsvorgänge einer Pflanze werden durch die Einwirkungen der inneren Bedingungen auf die spezifische Struktur herbeigefürt. Ich verstehe darunter die qualitative und quantitative Beschaffenheit der Zellen und ihrer Bestandteile, Protoplasma, Zellkern[3]), Zellsaft u. s. w. Diese inneren Bedingungen sind stets variabel, weil sie selbst stets von der Außenwelt in geringerem oder stärkeren Grade abhängen. Durch ihre Unterscheidung von der spezifischen Struktur und durch ihre Variabilität definiere ich die innern Bedingungen wesentlich anders, als es bisher in der Botanik üblich war, in der diejenigen Lebensvorgänge auf innere, erblich fixierte Gründe zurückgeführt werden, die nicht direkt von der Außenwelt abhängig sind."

Wenn wir versuchen, diese Anschauungen auf die Blütenentwicklung anzuwenden, stellt sich uns namentlich eine Schwierigkeit entgegen. Jeder Verschiedenheit in den Wachstumsvorgängen muß eine Verschiedenheit in den innern Bedingungen entsprechen; denn die spezifische Grundlage ist in allen Zellen vollständig vorhanden.[4]) Es muß also in dem engen Raum der Blütenknospe ein sehr großer Wechsel der innern Bedingungen stattfinden.

Anhaltspunkte über die Art der Verschiedenheiten in den inneren Bedingungen finden sich namentlich in den Arbeiten von Göbel[5]). Er führt die Verteilung von männlichen, weiblichen und Zwitterblüten an demselben Individuum auf quantitative Verschiedenheiten in der Ernährung zurück. Wo Zwitterblüten neben männlichen oder weiblichen vorkommen, bilden sich die Zwitterblüten an den am besten ernährten Stellen, wo Zwitterblüten fehlen, die weiblichen. In einer Anzahl von Fällen wurde diese Auffassung durch das Experiment bestätigt.[6]) Im Anschluß an die Anschauungen Göbels werden wir die erwähnte Schwierigkeit dadurch zu überwinden suchen, daß wir annehmen, daß die Entscheidung über den Ort, wo sich an der Blütenanlage die weiblichen und männlichen Geschlechtszellen zu bilden beginnen, getroffen wird durch kleine Unterschiede in der Ernährung. Mit Göbel werden wir auch für das spätere Wachstum der Blütenunterseite eine Begünstigung in

[1]) = Entwicklungsmechanik = Entwicklungsphysiologie.

[2]) Klebs, Probleme der Entwicklung. p. 291.

[3]) Die Ergebnisse der Cytologie und der experimentellen Vererbungslehre sprechen dafür, daß speziell die chromatische Substanz des Zellkerns die „spezifische Struktur" oder „genotypische Grundlage" enthält.

[4]) Dies ergibt sich aus den Tatsachen der Regenerationsfähigkeit.

[5]) Göbel, Experimentelle Morphologie. p. 118. — Dimorphismus. p. 735—36.

[6]) Göbel, Experimentelle Morphologie. p. 118.

der Ernährung verantwortlich machen.[1]) Wir stehen heute noch ganz am Anfang der Erforschung der innern Bedingungen für die Blütenentwicklung und können erst die Vermutung aussprechen, daß der Wechsel der Ernährungsbedingungen von Stelle zu Stelle die Grundlage für die Differenzierung der Blüte bildet.

Bei der Untersuchung der Knospen tritt uns ein reicher Wechsel in den räumlichen Bedingungen unmittelbar entgegen. Die Lageverhältnisse der Organe führen beim Wachstum zu Zug- und Druckspannungen in ihrem Innern, und in diesen Spannungen erkennen wir eine weitere Gruppe von „innern Bedingungen". Ihre Wirkung macht sich namentlich im Aneinanderpassen der Organe geltend; dies ist aber eine Erscheinung, die als Folge ungleicher Ernährung derselben nicht verständlich wäre.

Die Annahme, daß mechanische Kräfte das Wachstum beeinflussen, erweist sich somit als ein Erklärungsprinzip, das sich sehr gut in die Lehren der experimentellen Morphologie einfügt und das geeignet ist, manche Probleme derselben zu vereinfachen.

III. **Bedeutung der Resultate für die Systematik.** Die Unterschiede zwischen den Arten von *Lathyrus* und *Vicia* scheinen bei einem Vergleich der ausgebildeten Blüten zum großen Teil qualitativer Natur zu sein. Die Untersuchung der Blütenentwicklung hat uns aber gezeigt, daß der größte Teil dieser qualitativen Unterschiede zurückzuführen ist auf verschiedene Kombination quantitativer Unterschiede im Wachstum der Teile. Alle mechanisch bedingten Merkmale sind nur Indikatoren für dieselben; ihre Konstanz ist nur der Ausdruck davon, daß die Organe bei jeder Art einen charakteristischen Wachstumsverlauf zeigen (Fig. 1, p. 197, Fig. 5, p. 217). Mechanisch ableitbare Merkmale können darum wohl dazu dienen, die Arten kurz zu kennzeichnen; zur Beurteilung der Verwandtschaft der Arten sind sie wertlos und trügerisch.[2]) Wir dürfen aber nicht vergessen, daß auch die Wachstumskurven nur ein vorläufiger Ausdruck für das Wesen der Art, für ihre genotypische Grundlage, sein können.

Wir verlangen von der Systematik, daß sie die Arten nach ihrer natürlichen Verwandtschaft anordne; diese Verwandtschaft beruht nach der Deszendenztheorie darauf, daß im Pollenkern und in der Eizelle die genotypische Grundlage oder die spezifische Struktur von Generation zu Generation weitergegeben wird und sich dabei in verschiedener Richtung allmählich oder sprungweise verändert. Das Ziel der Systematik muß daher sein, die genotypischen Grundlagen miteinander zu vergleichen. Die vorliegende Untersuchung zeigt nun, wie die ganze experimentelle Morphologie, daß die Merkmale der erwachsenen Pflanze, die gewöhnlich als Grundlage systematischer Betrachtungen dienen, nur sehr indirekt mit der genotypischen Grundlage zusammenhängen. Sie werden

---

[1]) Göbel, Symmetrieverhältnisse der Blüten.

[2]) Man vergleiche dafür Porsch, „Sprunghafte Blütenvariationen" und die Ausführungen von Günthart in seinen „Prinzipien". p. 153.

erzeugt durch das beständige Zusammenwirken derselben mit den wechselnden inneren Bedingungen. Auch die experimentelle Vererbungslehre, die durch die Kreuzungsanalyse die genotypische Grundlage zu erforschen sucht, gelangt mehr und mehr zu dem Resultat, daß die sichtbaren Merkmale nicht durch einzelne Gene (Erbeinheiten) bedingt werden, sondern auf einem komplizierten Zusammenwirken derselben beruhen.[1])

IV. **Beziehungen zur Oekologie.** Absichtlich habe ich in den bisherigen Betrachtungen ökologische Gesichtspunkte gar nicht berücksichtigt. Das rührt nicht etwa von einer Geringschätzung der ökologischen Forschung her, sondern von der Anschauung, daß entwicklungsmechanische und ökologische Betrachtungsweise unabhängig voneinander seien und darum auch nicht vermengt werden sollten. Die eine beschäftigt sich mit der ontogenetischen Entstehung der Merkmale, die andere mit ihrer Bedeutung für den Haushalt der Pflanze. Die entwicklungsmechanische Erklärung eines Merkmals sagt uns nichts darüber aus, ob es für die Erhaltung der Art nützlich, gleichgiltig oder schädlich sei; die ökologische Wichtigkeit eines Merkmales gibt uns kein Recht, einen Schluß auf seine Entstehungsweise zu ziehen. Erst wenn beide Betrachtungsweisen selbständig bis zu einem gewissen Grade durchgeführt sind, darf man daran gehen, ihre Resultate miteinander in Beziehung zu setzen.

Die mechanische Ableitung zahlreicher Merkmale mag aber geeignet sein, bei der Bekämpfung eines Vorurteils mitzuhelfen, das die ökologische Forschung nachhaltig beeinflußt hat. Es ist die Anschauung, daß jedes auffällige Merkmal nützlich sein müsse. Eine kritische Prüfung der Tatsachen wird wohl noch manche ökologische Deutung, die aus diesem Vorurteil stammt, als unrichtig nachweisen.

In der entwicklungsmechanischen und in der ökologischen Betrachtung der Schmetterlingsblüte spielen Eigentümlichkeiten in der Krümmung der Teile und Kronblattfalten eine sehr verschiedene Rolle. Dort sind es bloße Nebenerscheinungen beim Zusammenpassen der Teile; hier sind es zum Teil grundlegende Eigenschaften für die Wirkung des Blütenapparats. Eine große Zahl von Anpassungen[2]) erscheint entwicklungsmechanisch als Folge der gegenseitigen mechanischen Einwirkung der Teile.[3]) Hierher gehören die Honigöffnungen am Grunde der Staubfadenröhre, der enge Verschluß des Blüteneingangs durch Falten und das enge Anliegen des Kelches, die den Zugang zum Honig erschweren, das Ineinandergreifen der Falten von Flügel und Schiffchen, das die gemeinsame Bewegung derselben zur Folge hat, die Spannung im Flügelnagel, die Flügel und Schiffchen nach dem Niederdrücken durch die Insekten in ihre alte Lage zurückführen hilft. Der

[1]) Johannsen, Erblichkeitslehre. p. 391.
[2]) Ökologismen nach Detto.
[3]) Die einfachen Annahmen über die Beeinflussung des Wachstums durch Spannungen enthalten kein teleologisches Moment.

Kampf der Teile um den Raum erklärt uns so manche einzelne Anpassung.[1]) Sonst sind uns bei der genauen Verfolgung der Entwicklungsgeschichte keine Faktoren entgegengetreten, die notwendig oder doch vorwiegend zweckmäßige Merkmale hervorbringen müßten. Die Zweckmäßigkeit des Blütenbaues im ganzen muß also in der „spezifischen Struktur" begründet sein. Darüber, wie die spezifische Struktur sich im Lauf der Phylogenese entwickelt hat, kann die Untersuchung der Ontogenese nichts aussagen.

Das Problem der Zweckmäßigkeit, das mit Recht als ein Grundproblem der Biologie gilt, kann nicht einseitig von einer Forschungsrichtung gelöst werden. Ökologie, Systematik, Entwicklungsmechanik und Vererbungslehre müssen dazu zusammenwirken. Die Resultate der vorliegenden Arbeit, die vom Standpunkt der Entwicklungsmechanik ausging, sprechen nicht dafür, daß in der Ontogenie direkt auf das Zweckmäßige hinwirkende Kräfte tätig sind; dieses Ergebnis stimmt mit der Theorie der indirekten Anpassung durch die Auslese im Kampf ums Dasein überein.

Literaturverzeichnis.

Frank, Über die Entwicklung einiger Blüten. (Jahrb. f. wiss. Bot. X. 1876.)

Göbel, K., Die Grundprobleme der heutigen Pflanzenmorphologie. (Biolog. Centralbl. XXV. 1905.)

—, Über Symmetrieverhältnisse der Blüten. (Wiesnerfestschrift. Wien 1908.)

—, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig (Teubner) 1908.

—, Über den sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. (Biol. Centralbl. XXX. 1910.)

Godron, Sur les Fumariés à fleurs irrégulières et sur la cause de leur irrégularité. (Comptes rend. de l'acad. des sciences. Paris 1864.)

Günthart, A., Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie in ihrer Anwendung auf Bau und Entstehung des Blütenapparates der Cruciferen. Jena 1910.

Klebs, G., Willkürliche Entwicklungsänderungen. Jena 1903.

—, Probleme der Entwicklung. (Biol. Centralbl. XXIV. 1904.)

—, Über Variationen der Blüten. (Jahrb. f wiss. Bot. XLII. 1905.)

Lang, W., Zur Blütenentwicklung der Labiaten, Verbenaceen u. Plantaginaceen. (Bibliotheca botanica. 64. 1906.)

Morgan, Th. H., Regeneration. Übersetzt von M. Moszkowski. Leipzig 1907.

Payer, Organogénie de la fleur.

Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. II. Leipzig 1901.

Porsch, O., Die Deszendenztheoretische Bedeutung sprunghafter Blütenvariationen und korrelativer Abänderungen für die Orchideenflora Südbrasiliens. (Zeitschr. f. indukt. Abstammungslehre. I. 1908.)

Rohrbach, Beiträge zur Morphologie der Leguminosen. (Bot. Zeit. 1870.)

Roux, Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881.

---

[1]) Man vergleiche dazu Roux, Kampf der Teile.

Schumann, Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß. Leipzig 1890.
Schwendener-Holtermann, Vorlesungen über mechanische Probleme der Botanik. Leipzig 1909.
Vöchting, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXV. 1893.)
—, Über Blütenanomalien. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXXI. 1898.)
Weiße, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte bei Onagraceenblüte. (Schwendenerfestschrift. Berlin.)

Oekologische Literatur.

Allgemeines. Spezielle Ökologie von Lathyrus und Vicia.

Burck, Darwins Kreuzungsgesetz und die Grundlagen der Blütenbiologie. (Extr. du recueil d. trav. bot. néerlandais. Vol. IV. 1907.)
Darwin, Die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich. Aus dem Engl. übers. v. J. V. Carus. Stuttgart 1877.
Delpino, Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. (Atti d. soc. Ital. di scienze nat. Vol. XI. 1868.)
Detto, C., Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem. Jena 1904.
Fruwirth, Über Befruchtungsverhältnisse bei Hülsenfrüchten. (80. Progr. d kgl. württemb. landw. Akademie Hohenheim. 1898.)
Heinsius, Eenige waarnemingen en beschouwingen over de bestuiving van bloemen der nederlandsche Flora door insecten. (Bot. Jaarb. Dodonaea. IV. 1892.)
Herzog, Über die Systeme der Festigung und Ernährung in den Blüten. Diss. Freiburg i. d. Schweiz 1902.
Jost, Über die Selbststerilität einiger Blüten. (Bot. Zeit. 1907.)
Kirchner, Flora von Stuttgart und Umgebung. Stuttgart 1888.
—, Über die Wirkung der Selbstbestäubung bei den Papilionaceen. (Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtsch. 3. 1905.)
—, Die Schmetterlingsblütler, ihre Bestäubung und Fruchtbarkeit. (Jahresverh. d. Ver. f. vaterl. Naturkunde Württemberg. LXIII. 1907.)
Knuth, Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig 1898—1905.
Loew, *Oxytropis pilosa* und *Apios tuberosa*. (Flora. Bd. 86. 1899.)
—, Die Bestäubungseinrichtung von *Vicia lathyroides* L. (Flora. Bd. 86. 1899.)
Mac-Leod, Over de bevruchting der bloemen in het Kempisch gedeelte van Vlanderen. II. (Bot. Jaarb. Dodonaea. IV. 1894.)
Mieckowski, Über die Systeme der Festigung in den Blüten. Diss. Zürich 1906.
Mönch, Über Griffel und Narbe einiger Papilionaceen. Diss. Straßburg 1910. (Beih. z. Bot. Centralbl. Bd. XXVII. Abt. I. 1911.)
Müller, H., Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig 1873.
—, Weitere Beobachtungen über die Befruchtung der Blumen durch Insekten. II. (Verh. d. naturhist. Ver. d. preuß. Rheinlande. 1879.)
Taliew, Über die Bestäubungsapparate von *Vicia pannonica* Mb. und *Vicia striata* Mb. (Beih. z. Bot. Centralbl. Bd. XXVI. 1901.)
Tschmermak, Über künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*. (D. bot. Ges. XVIII. 1900.)

Tafelerklärung.

Tafel I.

Lathyrus latifolius L.

Fig. 1.	Maßst. 5 : 1.	Blütenknospe.	1.	Entwickl.-Stad.
„ 2.	„ 10 : 1.	Knospe ohne Kelch.	1.	„
„ 3.	„ 10 : 1.	Knospe ohne Kelch.	2.	„
„ 4.	„ 5 : 1.	Blütenknospe.	3.	„
„ 5.	„ 10 : 1.	Knospe ohne Kelch und Fahne.	3.	„
„ 6.	„ 10 : 1.	Knospe ohne Kelch.	3.	„
„ 7.	„ 10 : 1.	Staubgefäße und Stempel.	3.	„
„ 8.	„ 5 : 1.	Blütenknospe.	4.	„
„ 9.	„ 5 : 1.	Knospe ohne Kelch und Fahne.	4.	„
„ 10.	„ 5 : 1.	Staubgefäße und Stempel, dahinter das halbe Schiffchen.	4.	„
„ 11.	„ 5 : 1.	Blütenknospe.	5.	„
„ 12.	„ 5 : 1.	Knospe ohne Kelch und Fahne.	5.	„
„ 13.	„ 5 : 1.	Schiffchen.	5.	„
„ 14.	„ 5 : 1.	Staubgefäße und Stempel.	5.	„

Tafel II.

Lathyrus latifolius L.

Fig. 1.	Maßst. 2,5 : 1.	Blütenknospe.	6.	Entwickl.-Stad.
„ 2.	„ 2,5 : 1.	Knospe ohne Kelch und Fahne.	6.	„
„ 3.	„ 2,5 : 1.	Ausgewachsene Blüte.	7.	„
„ 4.	„ 2,5 : 1.	Blüte ohne Kelch u. Fahne von links.	7.	„
„ 5.	„ 2,5 : 1.	do. von rechts.	7.	„
„ 6.	„ 2,5 . 1.	Schiffchen.	7.	„
„ 7.	„ 2,5 : 1.	Staubgefäße und Stempel.	7.	„
„ 8.	„ 2,5 : 1.	Offene Blüte von unten.	8.	„
„ 9.	„ 2,5 : 1.	Schiffchen u. Staubfadenröhre v. oben.	8.	„
„ 10.	„ 1,25 : 1.	Offene Blüte von vorn.	8.	„

„ 11—17. Maßst. 2 : 1. Experimentell veränderte Blüten, Erklärung im Text.
„ 11, 12, 14, 15, 16. Blüten ohne Kelch und Fahne.
„ 13. Schiffchen, Staubgefäße und Stempel.
„ 17. Schiffchen.

Tafel III.

Lathyrus latifolius L.

Fig. 1—5. Maßst. 12,5 : 1. Querschnitte durch eine Blütenknospe, Hohlräume schwarz ausgefüllt, vergleiche Fig. 6.

Fig. 6. Lage der Querschnitte Fig. 1—5.

Fig. 7. Maßstab 12,5 : 1. Längsschnitt durch eine junge Blütenknospe. Hohlräume schwarz ausgefüllt, vergleiche Tafel I, Figur 2.

Tafel IV.

Lathyrus nissolia L.

Fig. 1.	Maßst. 16 : 1.	Blütenknospe, Schiffchen mit Staubgefäßen und Stempel von oben.	1.	Entwickl.-Stad.

Fig. 2.	Maßst. 16 : 1.	Stempel von oben.	1.	Entwickl.-Stad.
„ 3.	„ 16 : 1.	Stempel von der Seite.	1.	„
„ 4.	„ 8 : 1.	Blütenknospe.	2.	„
„ 5.	„ 8 : 1.	Schiffchen mit Staubfadenröhre.	3.	„
„ 6.	„ 8 : 1.	Staubgefäße und Stempel.	3.	„
„ 7.	„ 4 : 1.	Ausgewachsene Blüte.	4.	„
„ 8.	„ 8 : 1.	Knospe ohne Kelch und Fahne.	3.	„
„ 9.	„ 4 : 1.	Blüte ohne Kelch und Fahne.	4.	„
„ 10.	„ 8 : 1.	Schiffchen mit Staubfadenröhre.	4.	„
„ 11.	„ 8 : 1.	Staubgefäße und Stempel.	4.	„
„ 12.	„ 8 : 1.	Griffel von vorn.	4.	„

Lathyrus hirsutus L.

Fig. 13.	Maßst. 8 : 1.	Blütenknospe.	1.	Entwickl.-Stad.
„ 14.	„ 8 : 1.	Knospe ohne Kelch.	1.	„
„ 15.	„ 3 : 1.	Ausgewachsene Blüte.	2.	„
„ 16.	„ 3 : 1.	Blüte ohne Kelch und Fahne.	2.	„
„ 17.	„ 3 : 1.	Schiffchen.	2.	„
„ 18.	„ 3 : 1.	Staubgefäße und Stempel.	2.	„

Tafel V.

Lathyrus sativus L.

Fig. 1.	Maßst. 8 : 1.	Blütenknospe.	1.	Entwickl.-Stad.
„ 2.	„ 16 : 1.	Schiffchen mit Staubgefäßen u. Stengel.	1.	„
„ 3.	„ 16 : 1.	Stempel von der Seite.	1.	„
„ 4.	„ 16 : 1.	Stempel von oben.	1.	„
„ 5.	„ 8 : 1.	Blütenknospe.	2.	„
„ 6.	„ 8 : 1.	Schiffchen.	2.	„
„ 7.	„ 8 : 1.	Staubgefäße und Stempel.	2.	„
„ 8.	„ 4 : 1.	Blütenknospe.	3.	„
„ 9.	„ 4 : 1.	Fahne.	3.	„
„ 10.	„ 8 : 1.	Flügel.	3.	„
„ 11.	„ 8 : 1.	Schiffchen.	3.	„
„ 12.	„ 8 : 1.	Staubgefäße und Stempel.	3.	„
„ 13.	„ 4 : 1.	Ausgewachsene Blüte ohne Kelch.	4.	„
„ 14.	„ 4 : 1.	Schiffchen.	4.	„
„ 15.	„ 4 : 1.	Stempel.	4.	„
„ 16.	„ 4 : 1.	Schiffchen von vorn.	4.	„
„ 17.	„ 4 : 1.	Stempel von vorn.	4.	„
„ 18.	„ 4 : 1.	Offene Blüte, Schiffchen mit rechtem Flügel.	5.	„

Tafel VI.

Lathyrus Clymenum DC.

Fig. 1.	Maßst. 16 : 1.	Blütenknospe ohne Kelch von unten.	1.	Entwickl.-Stad.
„ 2.	„ 16 : 1.	Schiffchen von oben.	1.	„
„ 3.	„ 16 : 1.	Stempel von oben.	1.	„
„ 4.	„ 8 : 1.	Blütenknospe.	2.	„
„ 5.	„ 8 : 1.	Knospe ohne Kelch.	2.	„

Fig. 6.	Maßst.	8 : 1.	Flügel.	2.	Entwickl.-Stad.
„ 7.	„	3 : 1.	Offene Blüte.	4.	„
„ 8.	„	4 : 1.	Ausgewachsene Blüte, Kelch von oben.	3.	„
„ 9.	„	4 : 1.	Ausgewachsene Blüte.	3.	„
„ 10.	„	4 : 1.	Flügel.	3.	„
„ 11.	„	4 : 1.	Schiffchen.	3.	„
„ 12.	„	4 : 1.	Staubgefäße und Stempel.	3.	„

Lathyrus tingitanus L.

Fig. 13.	Maßst.	3,2 : 1.	Blütenknospe ohne Kelch.	1.	Entwickl.-Stad.
„ 14.	„	3,2 : 1.	Knospe ohne Kelch und Fahne.	1.	„
„ 15.	„	3,2 : 1.	Schiffchen.	1.	„
„ 16.	„	3,2 : 1.	Staubgefäße und Stempel.	1.	„
„ 17.	„	3,2 : 1.	Blütenknospe.	2.	„
„ 18.	„	3,2 : 1.	Knospe ohne Kelch und Fahne.	2.	„
„ 19.	„	3,2 : 1.	Schiffchen.	2.	„
„ 20.	„	3,2 : 1.	Stempel.	2.	„

Tafel VII.

Lathyrus tingitanus L.

Fig. 1.	Maßst.	3,2 : 1.	Ausgewachsene Blüte, Staubfadenröhre von oben.	3.	Entwickl.-Stad.
„ 2.	„	3,2 : 1.	Blütengrund ohne Kelch.	3.	„
„ 3.	„	3,2 : 1.	Ausgewachsene Blüte.	3.	„
„ 4.	„	3,2 : 1.	Blüte ohne Kelch und Fahne.	3.	„
„ 5.	„	3,2 : 1.	Schiffchen.	3.	„
„ 6.	„	3,2 : 1.	Staubgefäße und Stempel.	3.	„
„ 7.	„	3,2 : 1.	Stempel von vorn.	3.	„
„ 8.	„	3,2 : 1.	Schiffchen von vorn.	3.	„
„ 9 u. 10	„	2,5 : 1.	Experimentell veränderte Blüten.	Erklärung im Text.	

Lathyrus vernus (L.) Bernh.

Fig. 11.	Maßst.	8 : 1.	Blütenknospe.	1.	Entwickl.-Stad.
„ 12.	„	8 : 1.	Knospe ohne Kelch.	1.	„
„ 13.	„	8 : 1.	Flügel.	1.	„
„ 14.	„	8 : 1.	Schiffchen.	1.	„
„ 15.	„	8 : 1.	Stempel.	1.	„
„ 16.	„	8 : 1.	Blütenknospe.	2.	„
„ 17.	„	8 : 1.	Knospe ohne Kelch.	2.	„
„ 18.	„	8 : 1.	Flügel.	2.	„
„ 19.	„	8 : 1.	Schiffchen.	2.	„

Tafel VIII.

Lathyrus vernus (L.) Bernh.

Fig. 1.	Maßst.	16 : 1.	Staubgefäße und Stempel.	2.	Entwickl.-Stad.
„ 2.	„	8 : 1.	Blütenknospe ohne Kelch.	3.	„
„ 3.	„	8 : 1.	Knospe ohne Kelch und Fahne.	3.	„
„ 4.	„	8 : 1.	Schiffchen.	3.	„
„ 5.	„	8 : 1.	Staubgefäße und Stempel.	3.	„
„ 6.	„	8 : 1.	Blütenknospe.	4.	„

Fig. 7.	Maßst. 8 : 1.	Flügel von außen.	4.	Entwickl.-Stad.
„ 8.	„ 8 : 1.	Flügel von innen.	4.	„
„ 9.	„ 4 : 1.	Blütenknospe.	5.	„
„ 10.	„ 4 : 1.	Knospe ohne Kelch und Fahnen.	5.	„
„ 11.	„ 4 : 1.	Ausgewachsene Blüte, darüber Schnitt *a b* durch den Fahnennagel.	6.	„
„ 12.	„ 4 : 1.	Knospe ohne Kelch und Fahne	6.	„
„ 13.	„ 4 : 1.	Flügel von innen.	6.	„
„ 14.	„ 4 : 1.	Schiffchen.	6.	„
„ 15.	„ 4 : 1.	Staubgefäße und Stempel.	6.	„

Tafel IX.

Vicia pannonica Jacq.

Fig. 1.	Maßst. 8 : 1.	Blütenknospe.	1.	Entwickl.-Stad.
„ 2.	„ 16 : 1.	Schiffchen mit Staubbeutel u. Griffel.	2.	„
„ 3.	„ 16 : 1.	Knospe ohne Kelch.	1.	„
„ 4.	„ 16 : 1.	Staubgefäße und Stempel, dahinter das halbe Schiffchen.	1.	„
„ 5.	„ 4 : 1.	Blütenknospe.	3.	„
„ 6.	„ 8 : 1.	Knospe ohne Kelch.	3.	„
„ 7.	„ 8 : 1.	Knospe ohne Kelch und Fahne.	3.	„
„ 8.	„ 8 : 1.	Schiffchen, dahinter Flügel.	3.	„
„ 9.	„ 4 : 1.	Ausgewachsene Blüte.	4.	„
„ 10.	„ 4 : 1.	Blüte ohne Kelch und Fahne.	4.	„
„ 11.	„ 4 : 1.	Flügel von innen.	4.	„
„ 12.	„ 8 : 1.	Staubgefäße und Griffel.	4.	„
„ 13.	„ 4 : 1.	Schiffchen.	4.	„
„ 14.	„ 8 : 1.	Gefäßbündel des Flügels.	3.	„
„ 15.	„ 8 : 1.	Gefäßbündel des Schiffchens.	3.	„

Vicia hirsuta (L.) Koch.

Fig. 16.	Maßst. 16 : 1.	Ausgewachsene Blüte.
„ 17.	„ 16 : 1.	Flügel.
„ 18.	„ 16 : 1.	Stempel.
„ 19.	„ 16 : 1.	Staubgefäße und Stempel.
„ 20.	„ 16 : 1.	Schiffchen.

Tafel X.

Vicia varia Host.

Fig. 1.	Maßst. 16 : 1.	Blütenknospe.	1.	Entwickl.-Stad.
„ 2.	„ 16 : 1.	Knospe ohne Kelch.	1.	„
„ 3.	„ 16 : 1.	Knospe ohne Kelch, von unten.	1.	„
„ 4.	„ 16 : 1.	Staubgefäße und Stempel, dahinter Schiffchen und Flügel.	2.	„
„ 5.	„ 8 : 1.	Ausgewachsene Blüte.	3.	„
„ 6.	„ 8 : 1.	Staubgefäße, dahinter Schiffchen und Flügel.	3.	„

Vicia silvatica L.

Fig. 7.	Maßst.	16 : 1.	Blütenknospe.	1. Entwickl.-Stad.
„ 8.	„	8 : 1.	Blütenknospe.	2. „
„ 9.	„	8 : 1.	Schiffchen.	2. „
„ 10.	„	4 : 1.	Schiffchen geöffnet.	3. „
„ 11.	„	4 : 1.	Ausgewachsene Blüte.	3. „
„ 12.	„	4 : 1.	Blüte ohne Kelch und Fahne.	3. „

Vicia tetrasperma (L.) Mönch.

Fig. 13.	Maßst.	16 : 1.	Blüte ohne Kelch und Fahne.
„ 14.	„	16 : 1.	Schiffchen.
„ 15.	„	16 : 1.	Ausgewachsene Blüte.

Tafel XI.

Vicia dumetorum L.

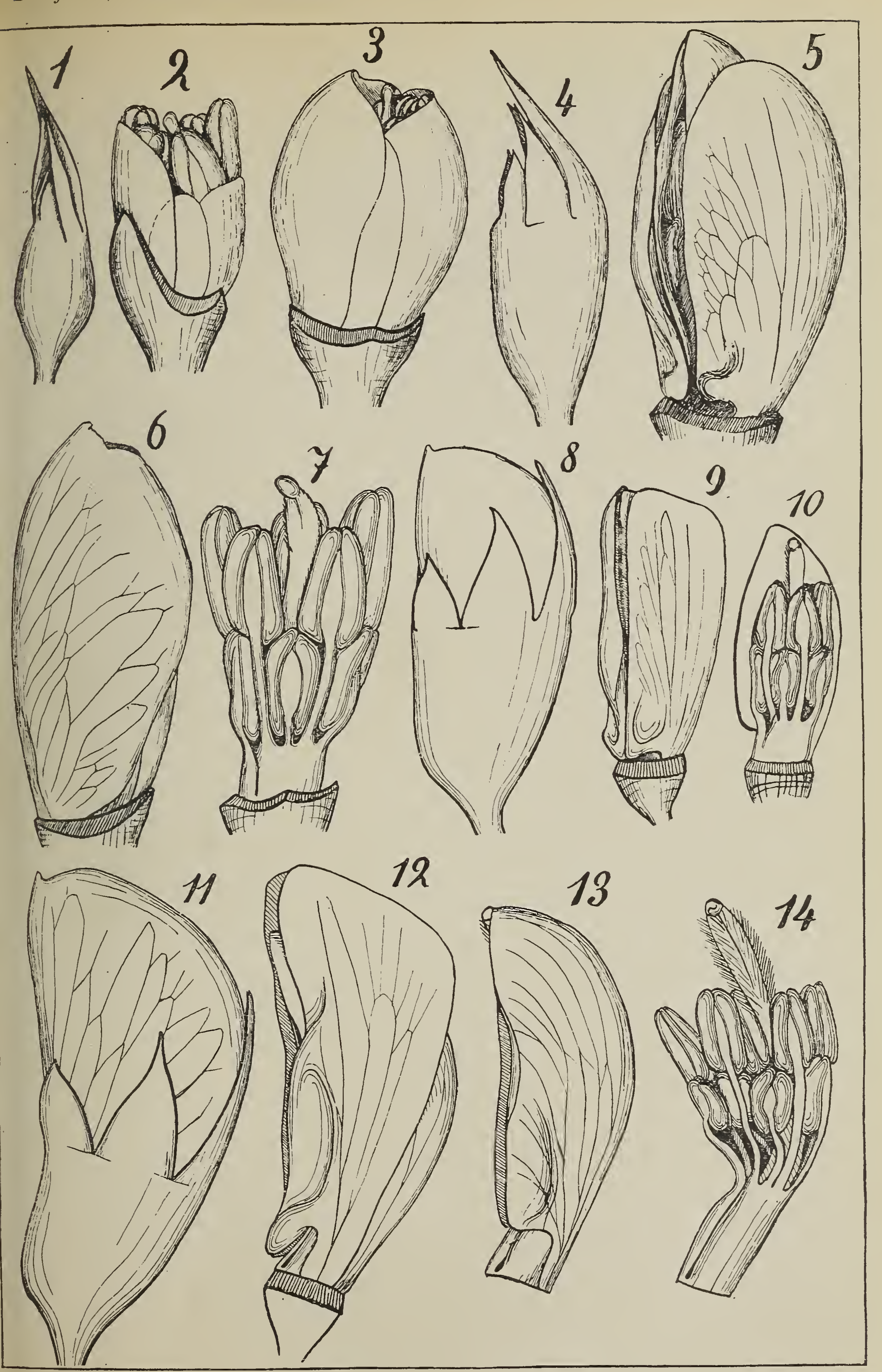
Fig. 1.	Maßst.	8 : 1.	Blütenknospe.	1. Entwickl.-Stad.
„ 2.	„	8 : 1.	Knospe ohne Kelch.	1. „
„ 3.	„	8 : 1.	Blütenknospe.	2. „
„ 4.	„	8 : 1.	Flügel.	2. „
„ 5.	„	8 : 1.	Schiffchen geöffnet.	2. „
„ 6.	„	4 : 1.	Ausgewachsene Blüte.	3. „
„ 7.	„	4 : 1.	Blüte ohne Kelch und Fahne.	3. „

Vicia Faba L.

„ 8.	„	4 : 1.	Blütenknospe.	1. Entwickl.-Stad.
„ 9.	„	8 : 1.	Knospe ohne Kelch.	1. „
„ 10.	„	8 : 1.	Knospe ohne Kelch und Fahne.	1. „
„ 11.	„	8 : 1.	Schiffchen.	1. „
„ 12.	„	4 : 1.	Ausgewachsene Blüte.	2. „
„ 13.	„	4 : 1.	Flügel von außen.	2. „
„ 14.	„	4 : 1.	Flügel von innen.	2. „
„ 15.	„	4 : 1.	Schiffchen.	2. „
„ 16.	„	4 : 1.	Schiffchen von oben.	2. „
„ 17.	„	4 : 1.	Staubgefäße und Stempel.	2. „

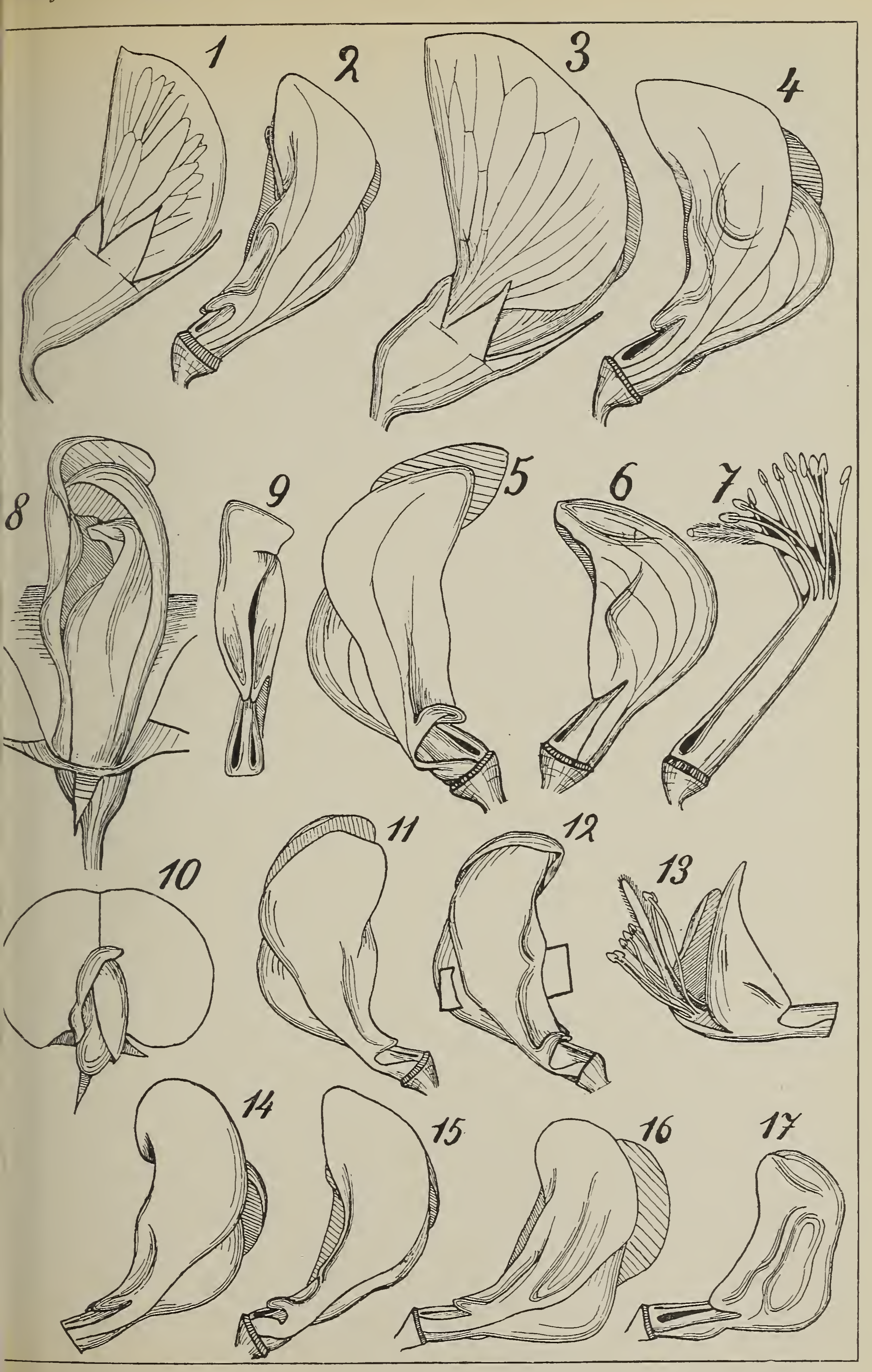
Vicia sativa L.

Fig. 18.	Maßst.	8 : 1.	Blütenknospe.	1. Entwickl.-Stad.
„ 19.	„	4 : 1.	Ausgewachsene Blüte.	2. „
„ 20.	„	4 : 1.	Flügel.	2. „
„ 21.	„	4 : 1.	Schiffchen.	2. „



O. Schüepp del.

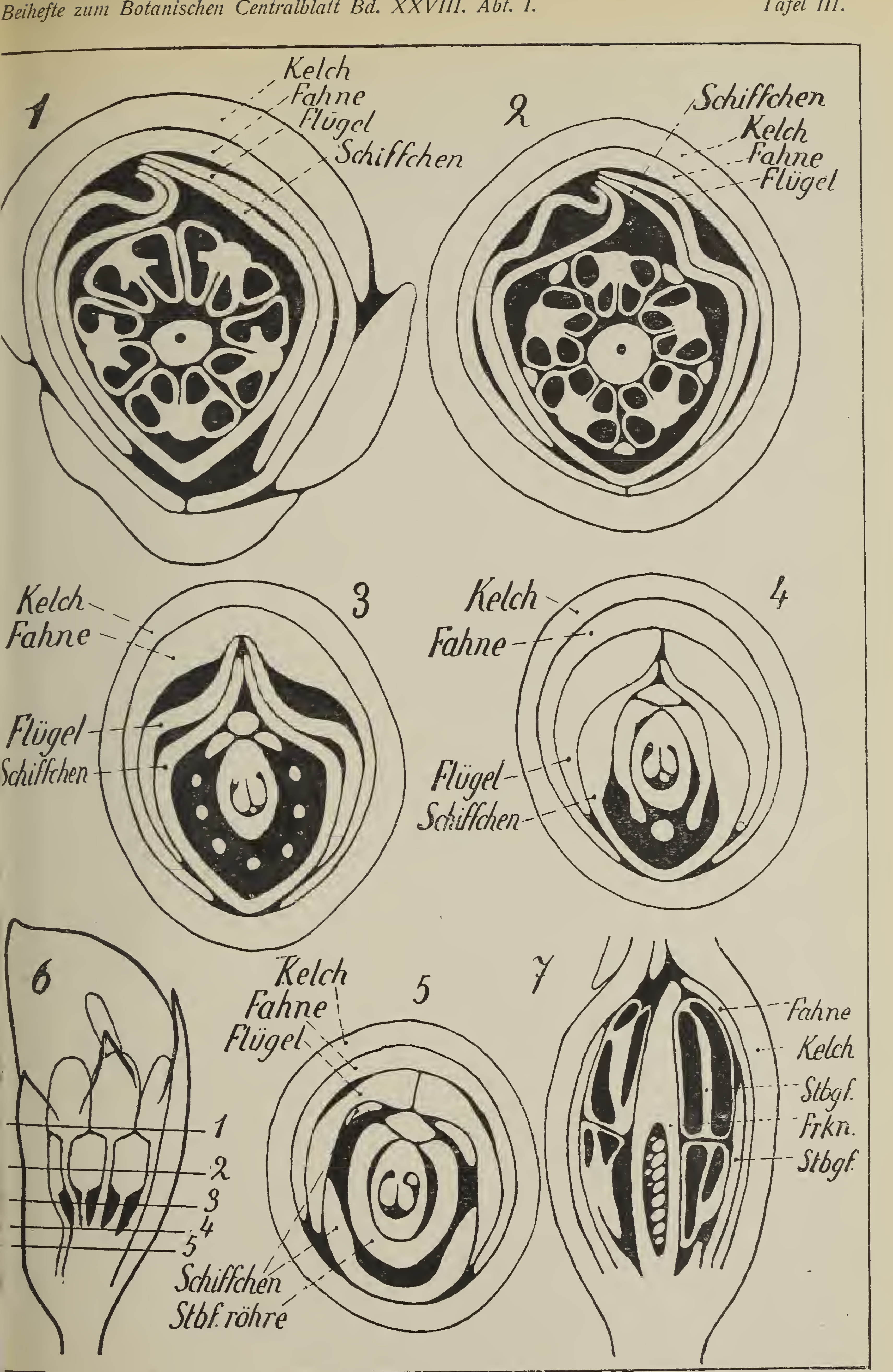
Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.



O. Schüepp del.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

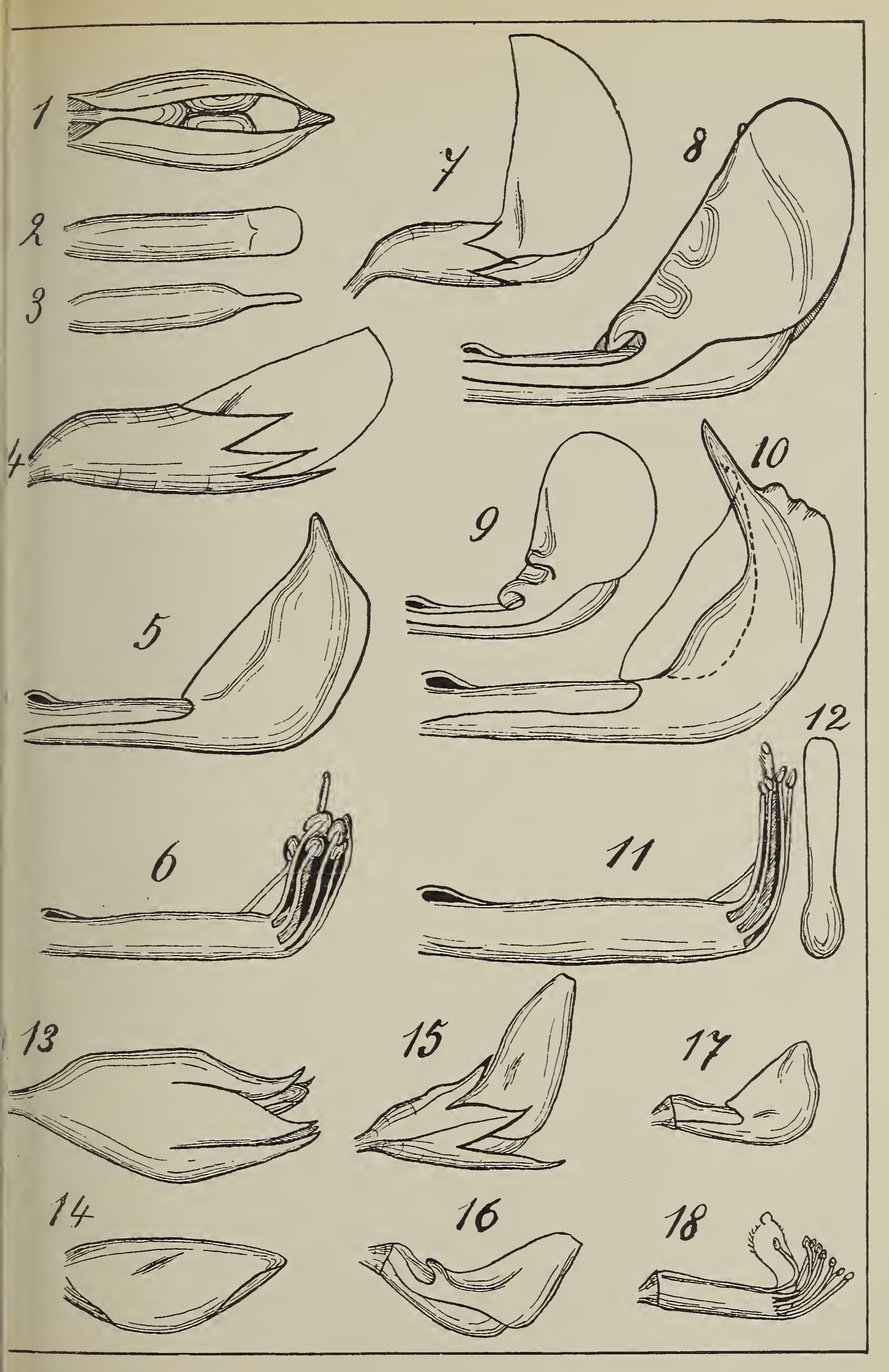

BRITISH MUSE
B D
NATURAL HISTO



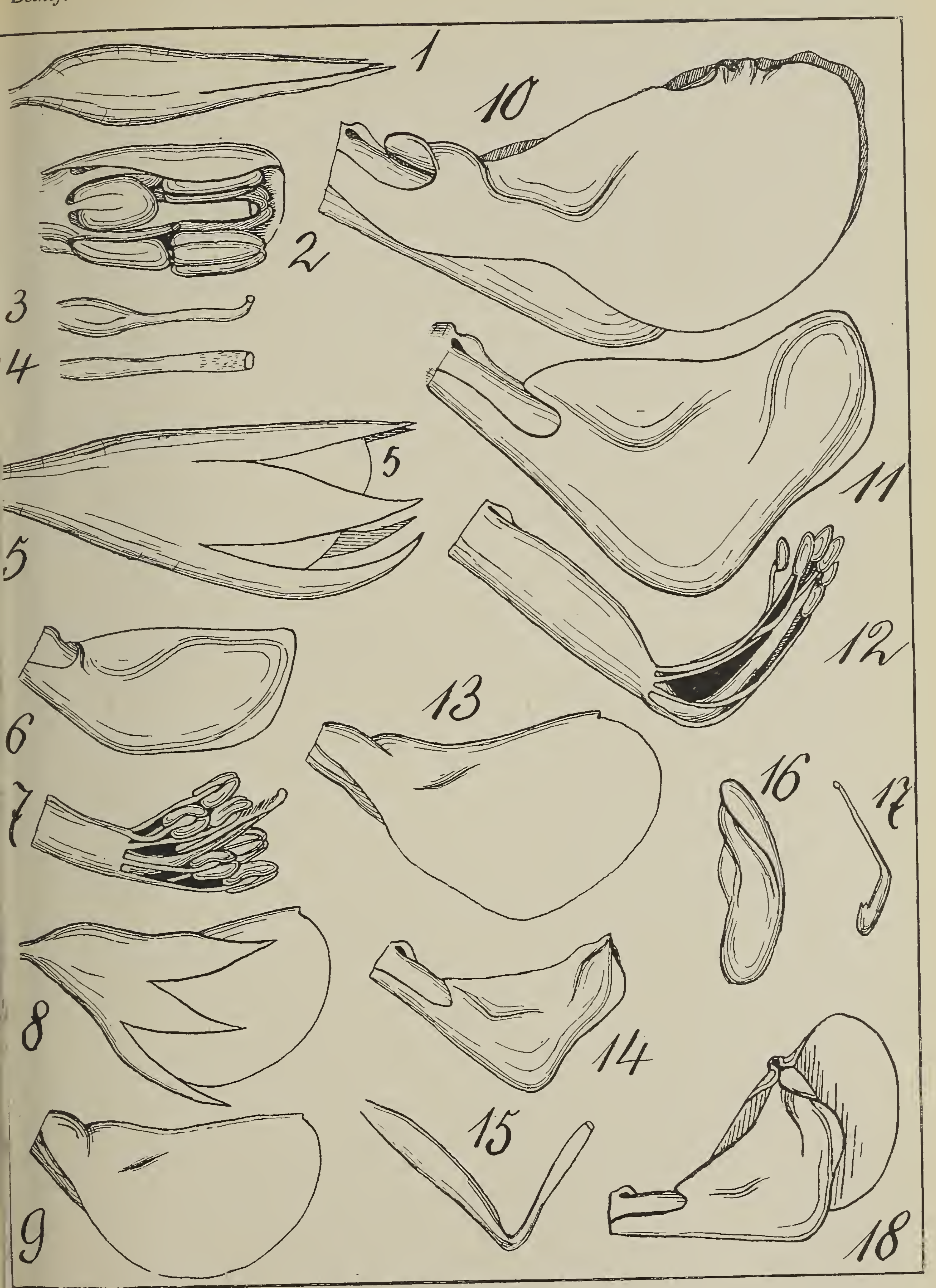
O. Schüepp del.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.





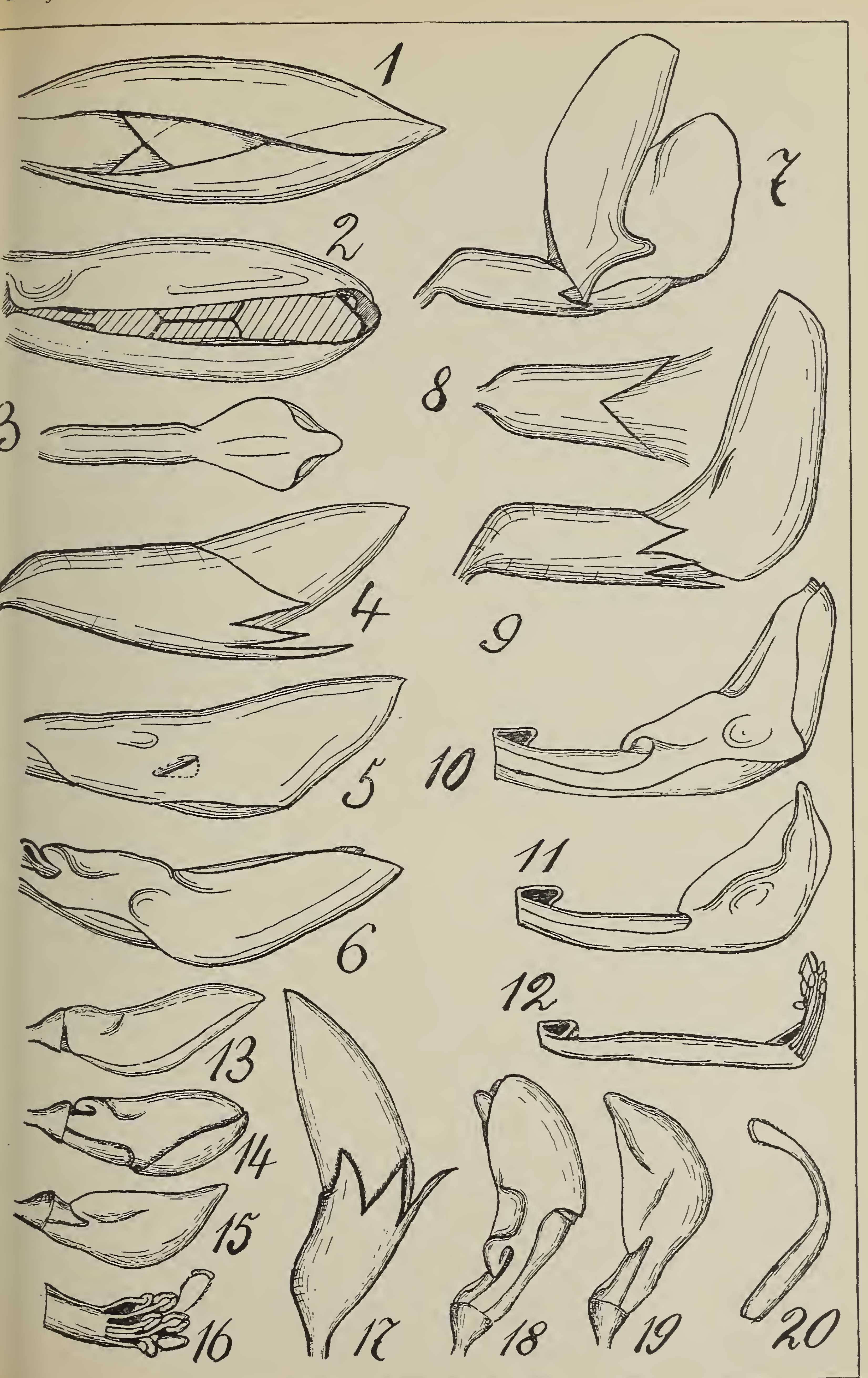
O. Schüepp del. *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*



O. Schüepp del.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

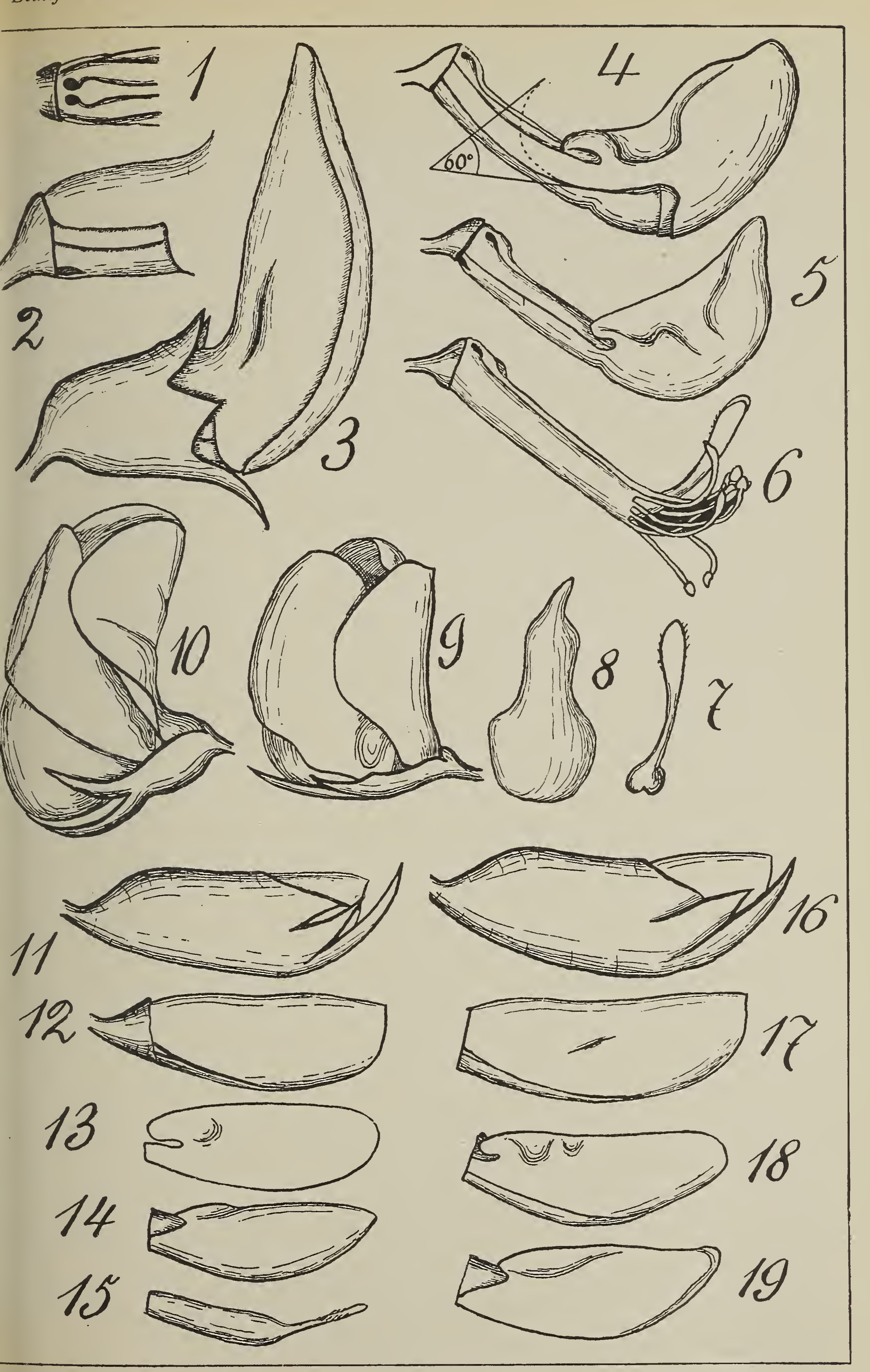




O. Schüepp del.

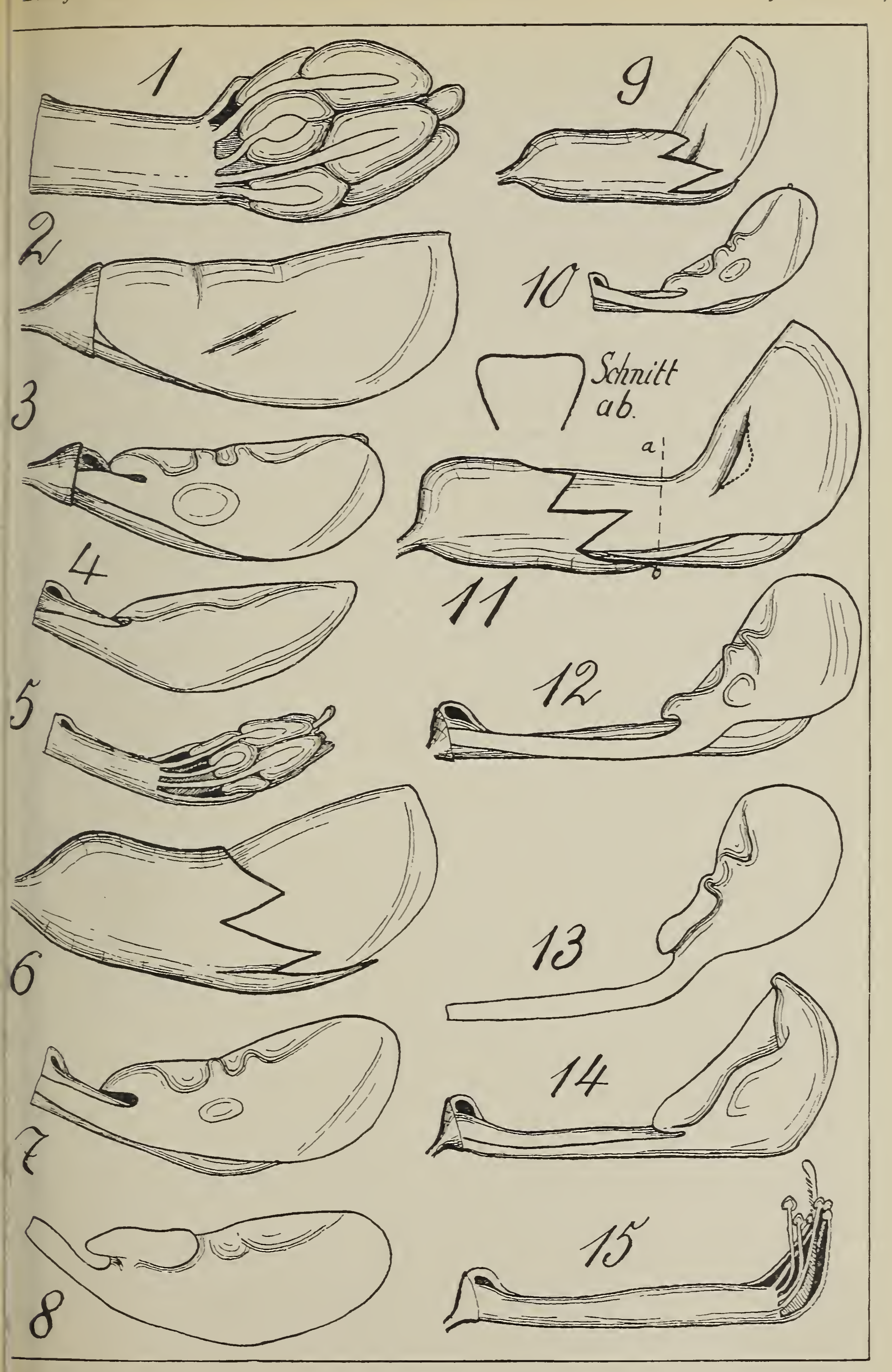
Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.





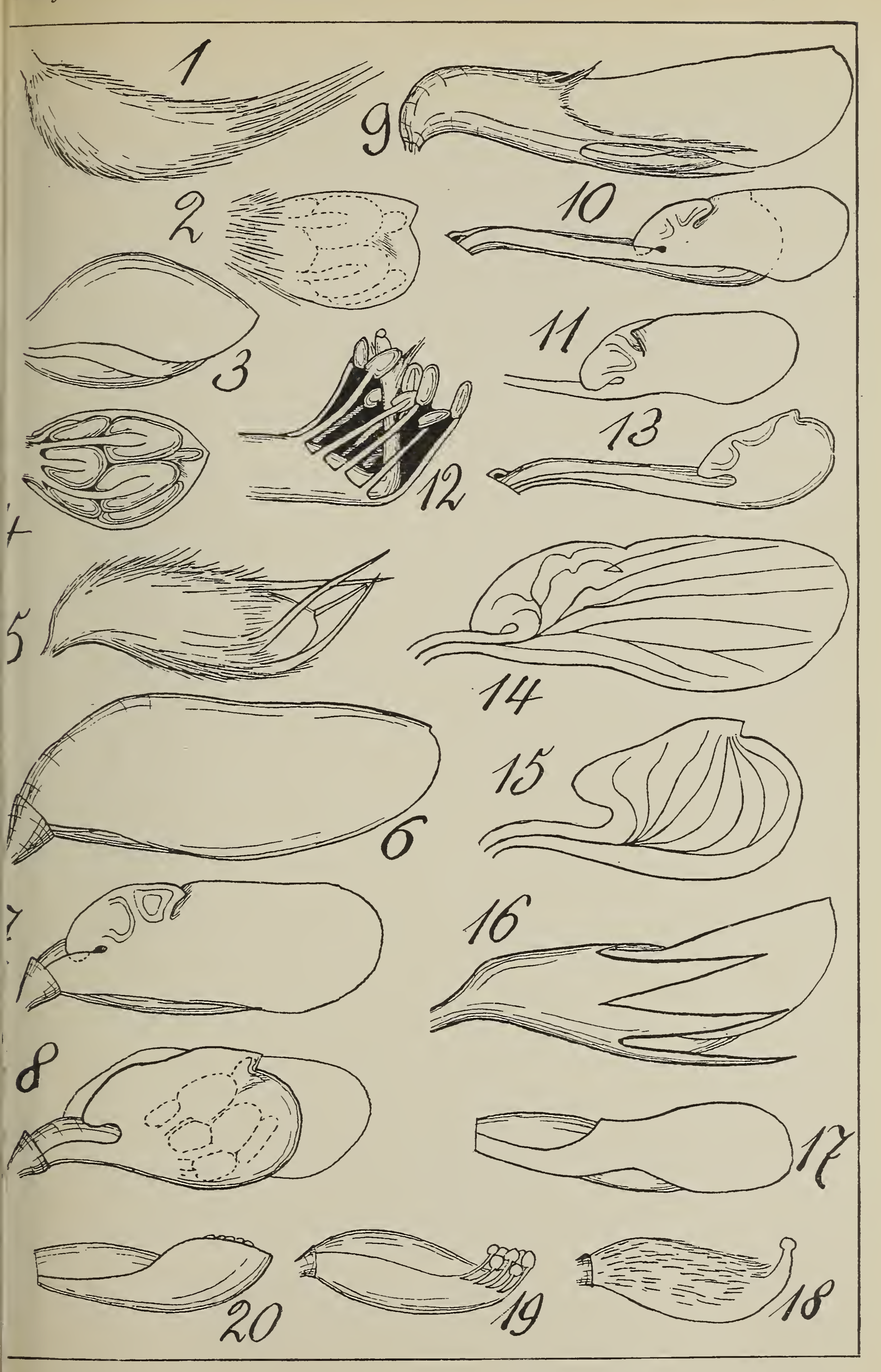
O. Schüepp del. Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.





O. Schüepp del. *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*

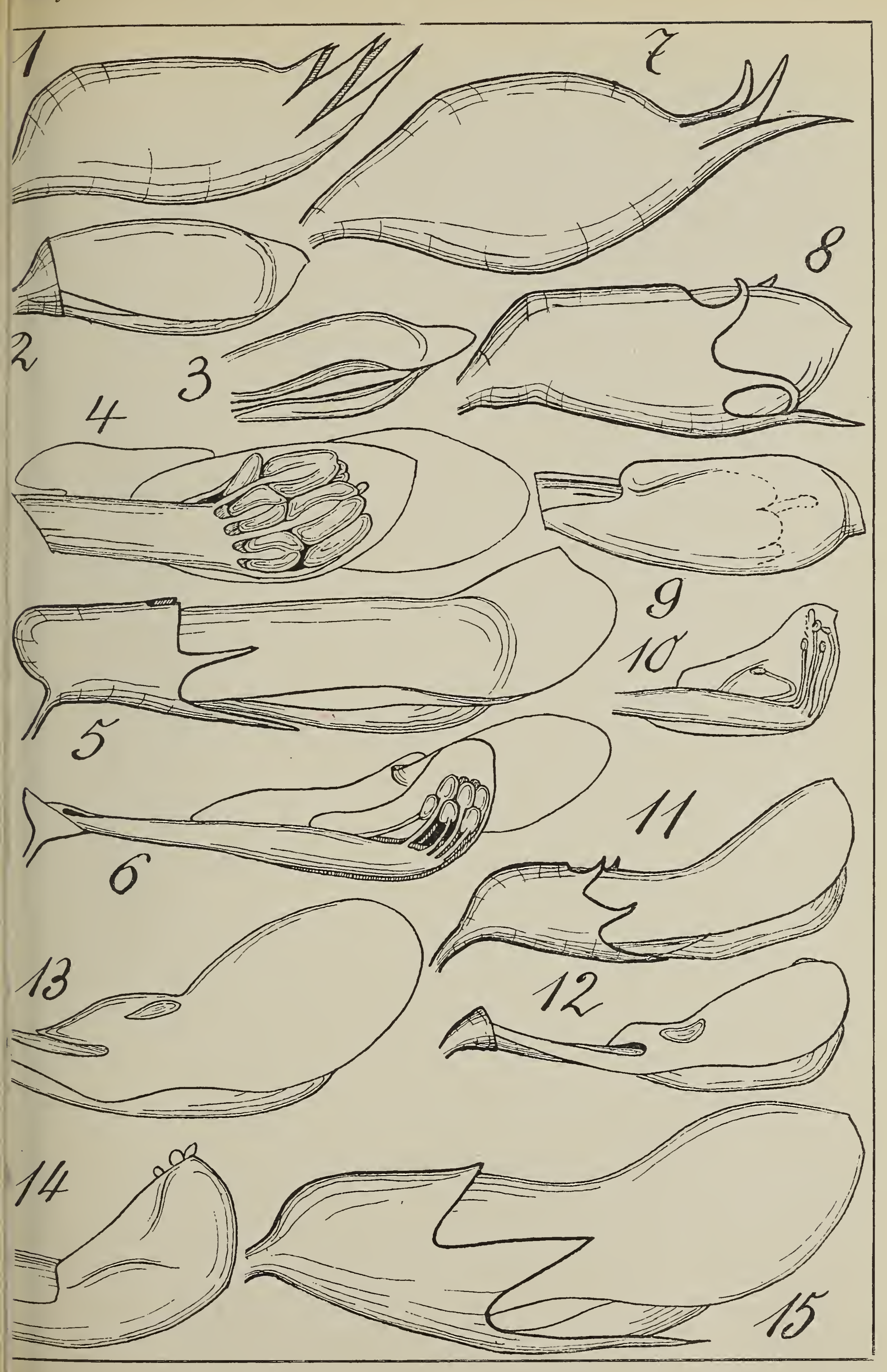




O. Schüepp del.

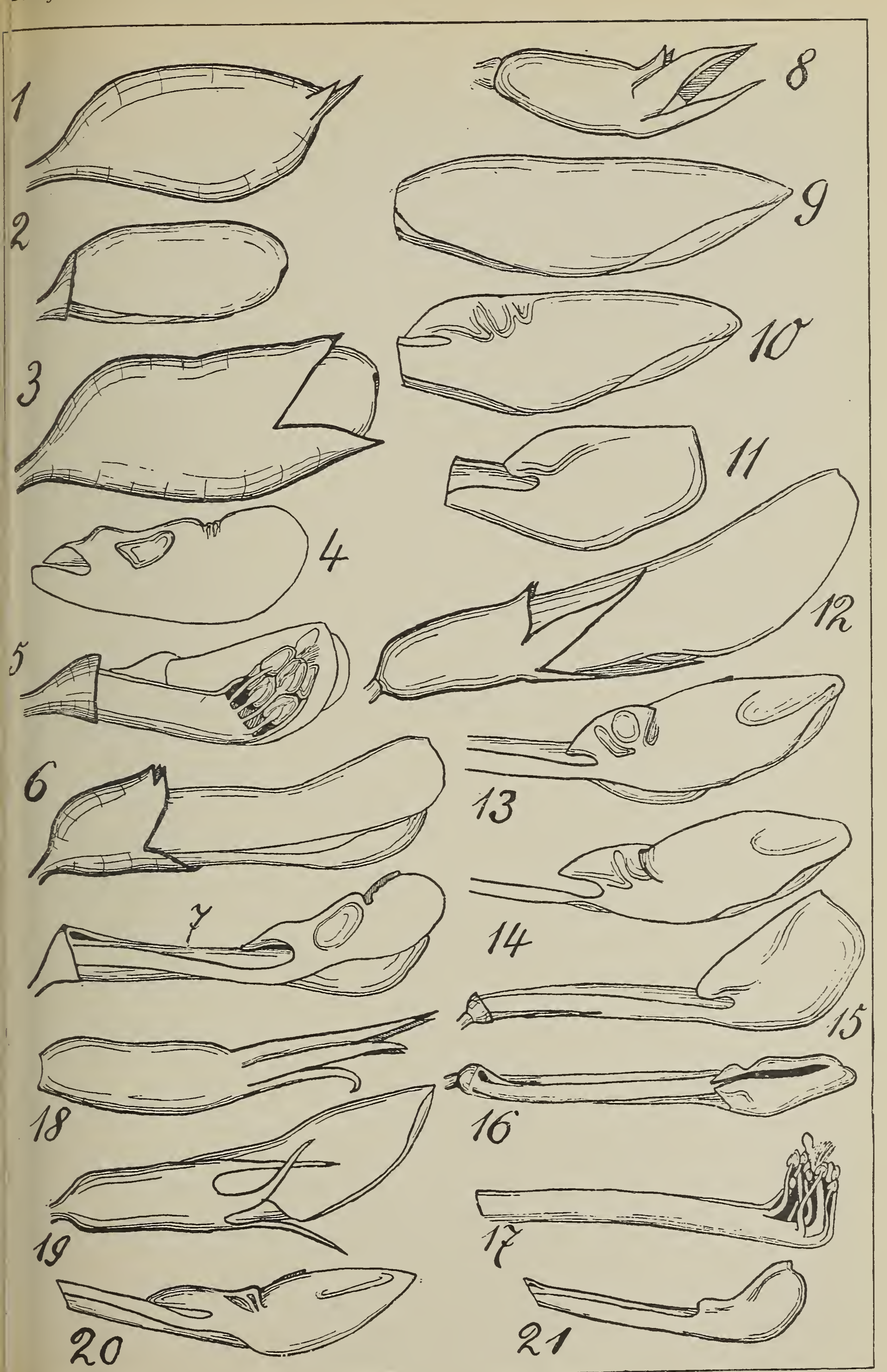
Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.


BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY



O. Schüepp del. Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.


BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY



O. Schüepp del.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.



Morphologische Studien über den Bau und das Diagramm der Ranunculaceenblüte.

Von

Dr. S. Trapl,

suppl. Prof. des Gymnasiums zu Příbram, Böhmen.

Mit 16 Abbildungen im Text.

Nach Eichler haben sich sehr wenige Botaniker mit der Blütendiagrammatik beschäftigt, obgleich das Hauptwerk Eichlers, „Blütendiagramme", zu weiterer Arbeit geradezu aufforderte. Wir erblicken darin eine charakteristische Erscheinug für die Richtungen, welche jetzt in der wissenschaftlichen Botanik herrschen. Man kann mit Sicherheit behaupten, daß auf diesem Gebiete der Botanik noch viel wichtiges gefunden werden könnte. Sehen wir nur, welche Menge verschiedener — besonders exotischer — Pflanzen seit Eichlers Zeiten entdeckt worden ist, von denen so viele in den botanischen Gärten Europas und der Tropen kultiviert werden.

Das Konstruieren von Blütendiagrammen und die gegenseitige Vergleichung derselben ist gewiß eine vorzügliche Methode (wie jede graphische Methode überhaupt), da kein Zweifel darüber sein kann, daß man durch dieselbe die schwierigsten, die phylogenetischen Beziehungen der Pflanzen betreffenden Fragen zu lösen imstande ist. Diese Methode wird uns besonders in jenen Fällen helfen, wo es sich um die noch ungewisse Stellung einer Familie im System der Pflanzen handelt. Aber auch einige allgemeine Fragen können durch diese Methode gelöst werden. Manche Familien haben gewiß für die Lösung solcher Fragen eine weit größere Bedeutung als die anderen. Es sind dies diejenigen Familien, deren Blütendiagramm noch sehr variabel, also noch in der Entwicklung begriffen ist, welches uns deshalb seinen ursprünglichen Zustand am besten zeigen kann und darauf hinweist, wohin die Entwicklung führt. Solche Familien sind zum Beispiel die Ranunculaceen, deren Blütendiagramm so variabel wie bei keiner anderen Familie der Phanerogamen ist.

Mein hochgeehrter Lehrer, Herr Professor Velenovský, machte mich auf dieses Thema aufmerksam. Ich habe mich lange Zeit mit dem Studium des Blütendiagramms dieser Familie beschäftigt und die Resultate dieses Studiums in der vorliegenden Arbeit zusammengestellt. Ich erfülle nur eine angenehme Pflicht, wenn ich meinem genannten hochverehrten Lehrer für seine trefflichen Anweisungen und Ratschläge, mit denen er mir bei dieser meiner Arbeit behilflich war, hier meinen verbindlichsten Dank ausspreche.

Unter den Angiospermen nimmt die Familie der Ranunculaceen durch ihr Blütendiagramm eine ganz besondere Stellung ein. Wir müssen zuerst hervorheben, daß das Diagramm der einzelnen Gattungen nicht gleich ist, wie wir es gewöhnlich bei den meisten Familien der Angiospermen sehen. Ein Laie würde die Gattungen *Anemone, Ranunculus, Aconitum, Actaea* und *Paeonia* gewiß nicht in dieselbe Familie einreihen. Das wichtigste gemeinsame Zeichen aller Gattungen der ganzen Familie ist deren Hemizyklie der Blüte, welche sich in der Spiralstellung der Geschlechtsteile der Blüte äußert. Hemizyklie kommt nur bei wenigen Familien der Angiospermen vor; die große Mehrheit der dahingehörigen Familien hat durchweg euzyklische Blüten, das heißt: alle Blütenteile stehen in geschlossenen Quirlen.

Die Hemizyklie ist gewiß ein ursprünglicherer Zustand als die Euzyklie, denn die Blüten der ursprünglichen Angiospermen waren wahrscheinlich durchweg azyklisch, wie es jetzt noch die Blüten aller Gymnospermen sind. Aus der Azyklie entwickelte sich höchstwahrscheinlich zuerst die Hemizyklie, die wir eben bei den Ranunculaceen sehen; aus dieser dann weiter die Euzyklie, die bei der Mehrheit der Angiospermen ein konstanter Zustand ist. Ja in der Familie der Ranunculaceen können wir sogar diesen Verlauf deutlich beobachten, denn einige Gattungen haben durchgehends azyklische Blüten, während sich bei den anderen schon euzyklische Blüten oder wenigstens solche, die sich den euzyklischen sehr nähern, vorfinden. Weiter bestätigen uns diesen Verlauf die mit den Ranunculaceen verwandten Familien, und zwar einerseits die Magnoliaceen und Anonaceen, welche anscheinend die holzigen Mutterfamilien der Ranunculaceen darstellen und durchweg azyklische Blüten besitzen, anderseits die Berberidaceen, die schon lauter euzyklische Blüten haben. Inmitten stehen die Ranunculaceen mit ihrem variablen Blütendiagramm, welches zwischen Azyklie und Euzyklie schwankt. Wir wollen im Folgenden nachweisen, wieweit diese Variabilität bei den Ranunculaceen geht und uns dann mit ihrer Bedeutung befassen.

Wenn wir — ein möglichst großes Material untersuchend — das Blütendiagramm der verschiedenen Gattungen und Arten der Familie der Ranunculaceen verfolgen, so können wir dabei folgende Umstände feststellen:

1. Das Diagramm ist bei den verschiedenen Gattungen der ganzen Familie ungleich.

2. Das Diagramm ist auch bei allen Arten derselben Gattung nicht gleich.
3. Das Diagramm ist nicht einmal bei allen Individuen derselben Art gleich.
4. Man kann keine genaue Grenze zwischen den einzelnen Teilen der Blüte finden. Übergangsformen sind sehr häufig.
5. Die Blüte ist nicht einmal nach außen hin deutlich begrenzt.
6. Bei Arten mit hemizyklischen Blüten kommen auch Fälle mit azyklischen Blüten vor, was also auf das Zurückfallen zur Azyklie hinweist.
7. Es kommt aber auch eine Neigung zur Euzyklie und zur Differenzierung des Kelchs und der Krone vor, wo beide noch nicht differenziert sind.

Wir wollen nun diese einzelnen Punkte behandeln und bei jedem derselben möglichst viele Beispiele anführen. Nur dort, wo es sich um bekannte Sachen handeln wird, werden wir sie nur kurz berühren.

1. Das Diagramm verändert sich bei verschiedenen Gattungen der Familie. Es wird nicht notwendig sein, diesen Punkt eingehend zu besprechen, da es sich hier um allgemein bekannte Sachen handelt. Aber dennoch müssen wir diesen Umstand als einen wichtigen hervorheben, denn nirgends kommen so verschiedene Zahlen der Blütenteile bei verschiedenen Gattungen derselben Familie vor wie bei den Ranunculaceen. Dabei müssen wir auch den Umstand betonen, daß einige Gattungen — zum Beispiel die ganze Gruppe der Anemoneen und die Gruppe der Clematideen — einfache, also nicht differenzierte Blütenhüllen haben, während andere Gattungen einen deutlich unterscheidbaren Kelch und eine ebensolche Krone besitzen, es mag nun der Kelch kronenartig entwickelt und die Krone in Nektarien verändert, oder der Kelch grün und die Krone wirklich kronenartig, lebhaft gefärbt sein. Es gibt keine andere Familie, wo einige Gattungen eine wirklich einfache (nicht durch Verkümmerung des Kelchs oder der Krone entstandene) Blütenhülle hätten, die anderen aber einen von der Krone deutlich differenzierten Kelch besäßen. Dieser Umstand ist ein Zeichen der Originalität des Blütendiagrammes der Ranunculaceen, denn wir können beobachten, daß sich hier der Kelch und die Krone wirklich aus einer einfachen Blütenhülle differenzieren.

Wir werden nicht alle Zahlen anführen, die in der Blütenhülle bei den einzelnen hierher gehörigen Gattungen vorkommen; es ist dies eigentlich auch nicht möglich, wie aus dem weiteren Inhalt dieser Arbeit zu ersehen sein wird. Wir können nur diejenigen Zahlen anführen, die bei einzelnen Gattungen am häufigsten vorzukommen pflegen. So kommt zum Beispiel bei der Gattung *Anemone* die Zahl 6 am häufigsten vor (eigentlich ist es 2×3), aber bei der verwandten Gattung *Thalictrum* die Zahl 4. Bei der Gruppe der Ranunculeen und Helleboreen herrscht die Zahl 5, obgleich wir das nicht ohne Ausnahme bei allen Gattungen finden. Bei den Helleboreen ist eigentlich nur der Kelch fünfzählig, während

die Krone achtzählig ist. Bei einigen Arten verschiedener Gattungen der Ranunculaceeen begegnet man auch größeren Zahlen in der Blütenhülle. Dabei können wir wohl nicht sagen, daß das Diagramm nach dieser Zahl gegründet ist, denn es formen da die einzelnen Teile gewöhnlich nicht geschlossene Kreise, sondern sie stehen in einer Spirale, welche direkt in die Spirale der Staubblätter und Fruchtblätter übergeht.

2. Das Diagramm ist nicht bei allen Arten derselben Gattung gleich. Auch diesen Punkt werden wir nicht eingehender behandeln, da man diese Erscheinung zwar ebenfalls bei verschiedenen Arten anderer Familien, aber nirgends in solchem Maße wie hier beobachten kann. Aus dem System der einzelnen Arten der Gattungen ist ersichtlich, wie verschiedene Zahlen in der Blütenhülle dieser Pflanze vorkommen, zum Beispiel bei der Gattung *Anemone.* Unser gemeines Windröschen, *Anemone nemorosa,* hat am häufigsten die Blüten mit sechszähliger Blütenhülle (und zwar in zwei alternierenden Quirlen). Die ihr nahe verwandte *A. ranunculoides* hat schon am häufigsten fünfzählige Blütenhüllen, ebenso wie *A. silvestris,* während alle Pulsatillen eine sechszählige Blütenhülle, wie *A. nemorosa,* besitzen. Aber andere Anemonen haben eine weit höhere Zahl der Perigonblätter, so hat *A. Baldensis* schon 8—10 Perigonblätter, *A. apennina* 12—14, *A. decapetala* 10—12, *A. blanda* 16—20, *A. japonica* und *A. pavonina* sogar eine noch höhere Zahl der Perigonblätter. Bei der Gattung *Thalictrum* haben einige Arten vierzählige Blütenhüllen, andere fünfzählige.

Dieselben Zahlen treffen wir auch bei den Gattungen *Clematis, Actaea* und *Cimicifuga* an. — Bei der Gattung *Ranunculus* haben die meisten Arten gewöhnlich einen fünfzähligen Kelch und eine fünfzählige Krone, aber die Sektion *Batrachium* und *Callianthemum,* dann auch die nahe verwandten Gattungen *Hamadryas* und *Oxygraphis* haben schon gewöhnlich eine weit größere Zahl von Perigonblättern. Auch die Gattung *Ficaria,* die früher mit der Gattung *Ranunculus* als eine Sektion derselben vereinigt wurde, hat ein ziemlich abweichendes Diagramm.

Bei der Gattung *Adonis* bleibt nur der Kelch fünfzählig, während die Krone mit einer verschiedenen Zahl der Blätter entwickelt ist, und zwar bei *A. aestivalis, flammeus* und *autumnalis* mit 8 Blättern, aber bei *A. vernalis* mit 12—20 Blättern. Auch bei der Gattung *Helleborus* ist die Zahl der die Krone vertretenden Nektarien bei verschiedenen Arten sehr variabel.

Diese Unbestimmtheit der Zahl der Perigonblätter bei einzelnen Arten in den Grenzen einer und derselben Gattung ist also ein merkwürdiges Zeichen der Unbeständigkeit des Blütendiagramms in der ganzen Familie.

3. Das Diagramm ist nicht bei allen Individuen derselben Art gleich. Diesem Punkte müssen wir größere Aufmerksamkeit widmen, denn er hat für uns eine weitaus bedeutendere Wichtigkeit als die vorangehenden Punkte. Bei fast allen Arten der Phanerogamen sind wir gewöhnt, die Blüten nach gewissen Zahlen gebaut zu

sehen, und diese Zahl wiederholt sich dann bei allen Individuen. Es kommen hier und da auch Ausnahmen von dieser Zahl vor (zum Beispiel eine Vermehrung oder eine Verminderung dieser Zahl um 1 oder 2 Einheiten). Der zweite Fall (die Verminderung) ist seltener. Aber hier, bei den Ranunculaceen, steigern sich diese Ausnahmen oft ungewöhnlich hoch (bis zu 30%, ja sogar, wie bei *Hepatica* bis zu 50% aller Blüten derselben Art). — Bei den Gattungen *Anemone* und *Hepatica* können wir eigentlich von Ausnahmen fast gar nicht sprechen, wenn bis zu einem Drittel oder sogar bis zur Hälfte aller Blüten mehr als sechszählige Blütenhüllen vorhanden sind. — Aber auch bei der Gattung *Ranunculus*, wo das Diagramm schon beständiger erscheint, ist die Zahl jener Fälle, wo die Krone mehr als fünfzählig ist, auch sehr bedeutend. Das Perzent dieser Ausnahmen ist viel größer als bei anderen Familien, zum Beispiel bei den Rosaceen. — Wir werden jetzt der Reihe nach die einzelnen Gattungen durchnehmen, um zu sehen, bis wieweit diese Unbeständigkeit bei verschiedenen Gattungen geht.

Unter den Anemonen ist es in der ersten Reihe unser gemeines Leberblümchen, *Hepatica triloba*, welches uns die Unbeständigkeit der Zahl der Perigonblätter am besten zeigt. Wenn wir eine größere Zahl von Individuen untersuchen, so können wir alle Zahlen bis 12 finden und dabei feststellen, daß 6 Blätter am häufigsten vorkommen. Ich fand, daß diese Zahl je höher, desto seltener ist. Von 60 Individuen fand ich etwa 30, also nur die Hälfte, mit sechszähligen Blütenhüllen, etwa 20 Blüten waren siebenzählig, 8 Blüten achtzählig und nur 1—2 neunzählig. Blüten mit mehr als neunzähliger Hülle kommen noch seltener vor.

Es hängt dies gewiß vom Substrat ab; auf einem mageren haben die Blüten minderzählige, auf fetterem Boden mehrzählige Hüllen. Beispielsweise haben derartige, im botanischen Garten der Prager böhmischen Universität in einer künstlichen Formation auf sehr gutem Boden herangewachsene Pflanzen des Leberblümchens nur selten sechszählige Blüten gehabt, während siebenzählige und achtzählige weit häufiger vorkamen.

Wir haben bisher nichts von Staubblättern und Karpellen erwähnt, deren Zahl groß ist, wie bei allen hemizyklischen Blüten, wo sie eine kontinuierliche Spirale bilden; deshalb ziehen wir sie nicht in Betracht. Dabei ist die Zahl der Staubblätter gewiß nicht beständig, wenn nicht einmal die Zahl der Perigonblätter konstant ist. — Bei *Hepatica* können wir uns überzeugen, daß diese Zahl sehr bedeutend variiert; so schwankt die Zahl der Staubblätter zwischen 20 und 45, die Zahl der Fruchtblätter zwischen 8 und 32. Es ist interessant, daß die Blüten mit siebenzähligem Perigon durchschnittlich auch eine höhere Zahl der Staubblätter (28—45) als die Blüten mit sechszähligem Perigon (20—40), und weiter die Blüten mit achtzähligem Perigon eine noch höhere Zahl der Staubblätter (30—45) als die siebenzähligen aufweisen. Gleicherweise verhält sich die Sache auch mit den Karpellen. Ich habe viele Blüten von verschiedenen Standorten untersucht und die durchschnittliche Zahl der Staubblätter und Fruchtblätter nachstehends

sichergestellt: In den sechszähligen Blüten 33 Staubblätter und 17 Fruchtblätter; in siebenzähligen Blüten 37 Staubblätter, 22 Fruchtblätter; in achtzähligen Blüten 38 Staubblätter, 22 Fruchtblätter. Daraus folgt, daß zahlreichere Perigon-, Staub- und Fruchtblätter nur in den Blüten bei kräftigeren Individuen, die genug Ernährung hatten, zur Entwicklung gelangen. Dabei vergrößerte sich nicht nur die Zahl der geschlechtlichen Bestandteile der Blüte, sondern auch die Zahl der Perigonblätter. Wir stimmen hier mit Eichler überein, daß in der genetischen Spirale die Staubblätter sich gleich nach dem 6. Perigonblättchen entwickeln können, in manchen Fällen nach dem 7., 8., oder auch erst nach dem 12. Wir können aber nicht der Ansicht Payers und Baillons zustimmen, wenn sie sagen, daß sich die Perigonblätter durch Dedoublement vermehren. Ich habe niemals, weder bei *Hepatica,* noch bei sonst einer Art von der Gruppe der Anemoneen einen Anlauf zur Dedoublation der Perigonblätter gefunden. Wenn sich hier die Perigonblätter durch Dedoublement vermehren würden, so müßten wir doch wenigstens irgend einmal einem solchen Fall begegnen.

Endlich müssen wir die sogenannten Involukralblättchen erwähnen, die bei *Hepatica* normalerweise zu je 3 dicht unter der Blüte stehen. Diese Blättchen gehören zwar nicht zur eigentlichen Blüte, wie wir es nach ihrem kleinen, kaum sichtbaren Stiele zu erkennen vermögen, durch welchen sie von der eigentlichen Blüte unterscheiden; sie verhalten sich aber gerade so, als ob sie zur Blüte gehörten. Sie stellen einen grünen Kelch vor, für den sie auch früher gehalten wurden. Die Zahl dieser Involukralblätter ist nämlich auch nicht konstant, denn wir können sehr oft unter der Blüte nicht bloß 3, sondern auch 4 oder gar 5 Involukralblättchen finden, ja in der Literatur sind sogar Fälle verzeichnet, wo unter der Blüte 7 Involukralblättchen standen (siehe zum Beispiel Irmisch in Bot. Zeitung, 1838). Auch die Stellung dieser Blättchen ist interessant, wie wir noch später sehen werden.

Schenken wir nun unsere Aufmerksamkeit der Stellung der Perigonblätter. Wir haben schon gesagt, daß im Falle, wo 6 Perigonblättchen entwickelt sind, dieselben in 2 dreizähligen Quirlen stehen, die gegenseitig abwechseln. In diesem Falle wechseln auch die 3 Involukralblättchen mit den Perigonblättern ab (Fig. 1, I). — Wenn 7 Perigonblätter entwickelt sind, so steht das 7. vor einem jener drei inneren Blättchen, ein bischen seitwärts gerückt, als ob dieses in zwei dedoubliert wäre. Wenn 8 oder 9 Perigonblätter entwickelt sind, so steht das 7., 8. und 9. immer vor einem der 3 inneren Blättchen etwas zur Seite gerückt, als ob jedes von ihnen dedoubliert wäre (Fig. 1, I. II. III. IV). Diese Stellung verführte eben Payer und Baillon zu der Ansicht, daß sich hier die Perigonblätter durch Dedoublierung vermehren.

Eichler erklärt ganz richtig, daß hier in der genetischen Spirale nur weitere Blättchen hinzutreten, während die Divergenz $^1/_3$ in $^2/_5$ übergeht, weshalb eben jene Seitenverschiebung stattfindet. Aber wenn wir eine große Zahl der Blüten untersuchen, so finden wir, daß die Perigonblättchen nicht immer diese Stellung einnehmen,

sondern das Bestreben zeigen, bei gerader Zahl in 2 abwechselnden Quirlen zu stehen. Aber davon werden wir noch später sprechen. Eichler zeichnet nur 3 verschiedene Stellungen der Perigonblätter, aber in Wirklichkeit existieren mehrere, besonders wenn wir auch die verschiedene Zahl der Involukralblätter berücksichtigen (Fig. 1). Andere Arten der Gattung *Hepatica*, wie *H. coerulea* oder *H. angulosa*, *H. transsilvanica* stimmen mit unserer *Hepatica triloba* überein, nur die Zahl der Perigonblätter pflegt höher zu sein. Die Zahl 6 kommt bei ihnen gar nicht vor. *H. coerulea* hat 7—9 Perigonblätter, *H. angulosa* 9—11, *H, transsilvanica* 8—12.

Bei *Anemone nemorosa* finden wir dasselbe, was wir bei *Hepatica triloba* gesehen haben. Die Zahl 6 tritt bei den Perigonblättern am häufigsten auf und — wie wir schon erwähnten — haben etwa 30 % aller Blüten eine größere Anzahl von Perigonblättern. Diese Zahl kann auch bis auf 12 steigen. Auch die Stellung der Perigonblätter ist ähnlich wie bei *Hepatica triloba;*

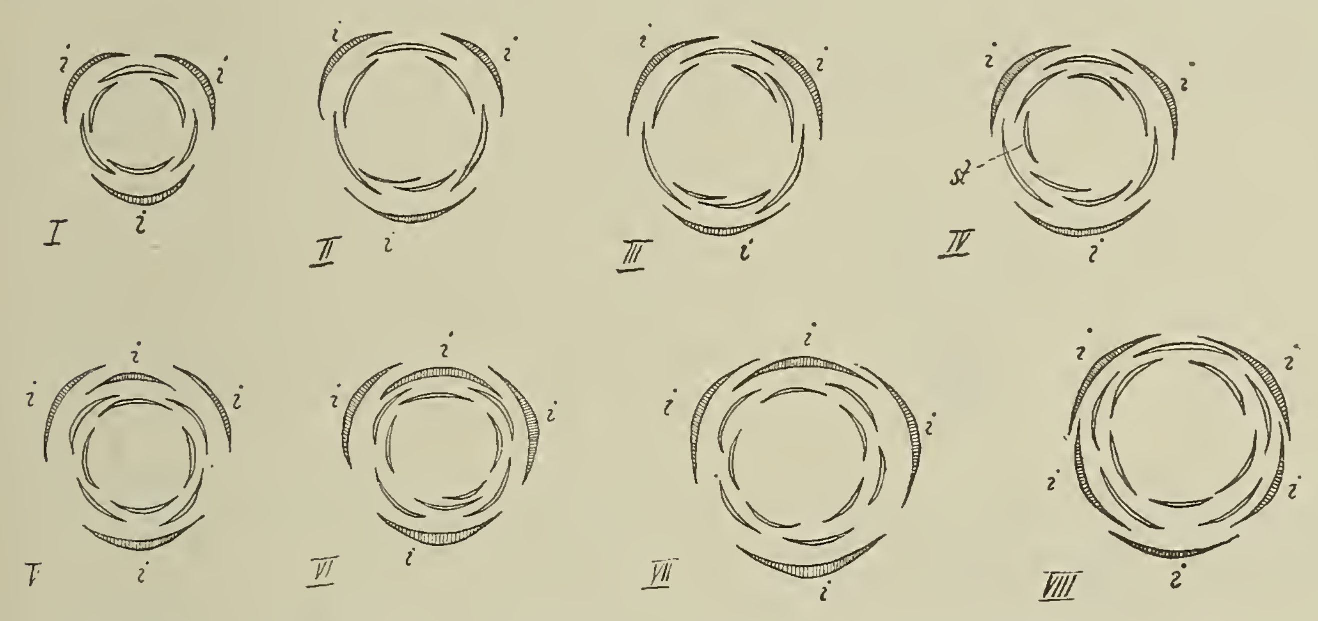


Fig. 1. Verschiedene Diagramme der Blüte von *Hepatica triloba*. *i* Involukrum. *st* Staminodium.

wenn 6 vorhanden sind, so bilden sie 2 dreizählige Quirle, wenn 7, 8 oder 9 da sind, so haben sie eine ähnliche Stellung, wie wir sie bei *Hepatica* gesehen haben. — Die verwandte *A. ranunculoides* hat aber die Zahl der Perigonblätter weit konstanter, da wir bei ihr fast immer 5 gelbe Perigonblätter finden. — Bei *A. silvestris* ist die Zahl 5 ebenfalls konstant. Bei diesen beiden Arten finden wir auch Blüten mit 6 Perigonblättern, aber ziemlich selten. Es ist interessant, daß bei den Ranunculaceen stets die Zahl 5 wiederkehrt, ja sogar in Gattungen, wo sonst andere Zahlen vorkommen. Aber dort wo diese Zahl konstant geworden ist, tritt sie schon seltener zurück.

Bei *A. ranunculoides* ist gewöhnlich die erste terminale Blüte sechszählig, während die Seitenblüten, die in der Achsel des ersten zweiten oder bisweilen auch aller drei Laubblätter zur Entstehung gelangen, immer fünfzählig sind.[1])

[1]) In jenem Falle, wo in den Achseln aller 3 Laubblätter die Seitenblüten herauswachsen, was oft auch bei *A. silvestris* und immer bei *A. multifida* und *A. virginiana* der Fall ist, und wo diese Seitenblüten über die terminale Blüte hinauswachsen, haben wir einen charakteristischen Blütenstand, den Velenovský im III. Bande seiner „Vergleichenden Morphologie" „Trichasium" genannt hat.

Bei anderen, besonders den ausländischen Anemonen, beträgt die Zahl der Perigonblätter noch mehr und variiert ähnlicherweise wie bei unserer *Anemone nemorosa*. Bei *A. apennina* zum Beispiel variiert die Zahl der Perigonblätter zwischen 10 und 15, bei *A. palmata* zwischen 10 und 16, bei *A. hortensis* zwischen 9 und 12, bei *A. decapetala* zwischen 7 und 16 u. s. w. Die Gattung *Anemone* zeigt in dieser Beziehung die größte Variabilität.

Verschiedene Arten der Gattung *Pulsatilla* haben am häufigsten 6 Perigonblätter; unsere *P. pratensis* hat immer sechszählige Blüten. Diese Zahl ist hier ebenso konstant wie die Zahl 5 bei *Anemone silvestris*. Nur etwa 5 % der Blüten haben 7 Perigonblättchen. Ich habe aber bei dieser Art niemals eine größere Zahl von Perigonblättern gefunden. Anderseits habe ich aber Blüten gefunden, die nur fünfzählig waren. Dasselbe kommt bei *P. patens* vor. Ein wenig häufiger finden wir 7 Perigonblätter bei *P. millefoliata*. — *P. vernalis* hat fast immer 6 Perigonblätter, ich habe aber auch ein Individuum mit 9 Perigonblättchen gefunden. — Bei der Art *P. alpina* sind mir einige Individuen mit 7 Perigonblättern vorgekommen und ein Exemplar sogar mit 10. Wir sehen also, daß auch bei den Arten der Gattung *Pulsatilla* wie bei *Anemone* und *Hepatica* die Zahl der Perigonblätter variabel ist, zwar nicht in solchem Maße wie bei jenen Gattungen, aber doch in der Weise, daß immer eine Zahl am häufigsten vorkommt, außerdem aber auch andere Zahlen, manchmal häufiger, manchmal seltener.

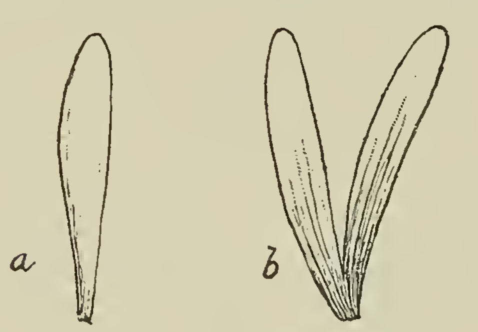


Fig. 2. *Thalictrum isopyroides*.
a ein normales Perigonblatt.
b zwei an der Basis zusammenhängende Perigonblätter.

Bei der Gattung *Thalictrum* herrscht im Perigon die Zahl 4 vor; bei einigen Arten kommt auch die Zahl 5 vor, aber nicht so häufig wie bei *Anemone*. 5 Perigonblätter habe ich bei nachfolgenden Arten beobachtet: *T. aquilegiifolium, orientale, dioicum, purpurascens* und *isopyroides*. Ich bin aber der Meinung, daß hier die Zahl 5 durch Dedoublement der Perigonblätter entstanden ist, durch Teilung eines der Blättchen. Bei *T. isopyroides* habe ich in der Tat einen Fall gefunden, wo 5 Blättchen entwickelt waren, aber 2 schmale von ihnen hingen an der Basis zusammen. Dieser Fall zeigt uns deutlich, daß hier Dedoublement vorhanden ist (Fig. 2).

Die Gattung *Ranunculus* bietet uns eine ganze Reihe von Beispielen der Variation der Perigonblätter. Bei allen Arten der Gattung *Ranunculus* ist die Zahl 5 wie im Kelche, so auch in der Krone normal, aber fast bei allen Arten finden wir eine größere oder geringere Anzahl von Blüten, die mehr als 5 Kronblätter, zufälligerweise auch mehr als 5 Kelchblätter haben.

Pflücken wir auf der Wiese einige Blüten des gemeinen Hahnenfußes *(Ranunculus acris)* und schauen wir, wieviele Blüten mehr als 5 Kronblättchen haben. Wir werden gewiß unter 15 Blüten wenigstens eine mit 6 oder mehr Kronblättern finden. Diese

Fälle sind gewiß häufiger als bei Pflanzen aus anderen Familien, obgleich sie nicht so häufig sind wie bei *Anemone.* Es kommen hier auch weit größere Zahlen als 5 vor. Ich habe selbst bis 10, ja sogar 12 Kronblätter bei *R. acris* beobachtet, aber auch bis 7 Kelchblätter.

Ich gebe hier eine Zusammenstellung der von mir beobachteten Fälle:

5	Kelchblätter	5	Kronblätter	
5	„	5	„	(+ 1 Staminodium)
5	„	6	„	
5	„	6	„	(+ 1 Staminodium)
5	„	7	„	
5	„	7	„	(+ 1 Staminodium)
5	„	8	„	
5	„	8	„	(+ 1 Staminodium)
5	„	9	„	
5	„	10	„	
5	„	11	„	
5	„	12	„	
6	„	4	„	
6	„	6	„	
6	„	7	„	
6	„	7	„	(+ 1 Staminodium)
6	„	8	„	
6	„	9	„	
6	„	10	„	
7	„	9	„	

Sehr oft kommt auch der Fall vor, wo nur 4 Kelch-, aber 6 Kronblätter entwickelt sind. Da steht aber das 6. Kronblatt an der Stelle des 5. Kelchblattes deutlich im Quirl mit den übrigen 4 Kelchblättern, die normal entwickelt sind. Nur einmal habe ich den Fall gefunden, wo beide Quirle der Blütenhülle, sowohl der Kelch als auch die Krone, nur vierzählig waren, also 4 Kelch- und 4 Kronblätter normal alternierten. Denselben Fall habe ich auch bei *R. minutiusculus* gefunden. Auch eine kleinere Zahl der Kelchblätter kommt vor, bisweilen 3 oder gar nur 2, aber an ihrer Stelle erscheinen immer Blättchen, die, was ihre Farbe und Gestaltung anbelangt, den Kronblättern vollständig gleichen. Da sie jedoch im Quirl mit den übrigen Kelchblättern stehen, so müssen wir sie schon für wirkliche Kelchblätter ansehen.

Wie bei *R. acris,* so ist auch bei anderen Arten der Gattung *Ranunculus* die Zahl der Kelchblätter und Kronblätter nicht konstant. So ist zum Beispiel bei unseren einheimischen Arten *R. lanuginosus* und *R. nemorosus* die Zahl der Kronblätter (zufälligerweise auch der Kelchblätter) ebenso variabel wie bei *R. acris.* Wahrscheinlich werden ganz dieselben Fälle bei ihnen zu finden sein wie bei *R. acris.* Die meisten dieser Fälle habe ich bei den betreffenden Arten tatsächlich auch gefunden. Alle anderen, nicht nur unsere einheimischen, sondern auch die exotischen Arten, zeigen ebenfalls Variabilität in der Zahl der Perigonblätter.

Beispielsweise habe ich bei folgenden Arten eine abweichende Zahl der Kronblätter gefunden:

R. polyanthemos	5—6	Kronblätter
R. velutinus	5—6	„
R. pyrenaeus	5—7	„
R. arvensis	5—8	„
R. montanus	5—8	„
R. carinthiacus	5—7	„
R. millefoliatus	5—11	„
R. bullatus	5—10	„
R. rutaefolius	5—9	„
R. flabellata	5—10	„
R. spicatus	5—9	„
R. occidentalis	6—8	„
R. californicus	9—10	„

Aber damit haben wir die Reihe der Arten, bei denen eine abweichende Art der Kronblätter vorkommt, nicht erschöpft. Es sind das nur Arten, bei denen diese Erscheinung besonders häufig ist.

Ziemlich oft finden wir auch in der Natur gefüllte, durch Petalisation der meisten oder aller Staubblätter entstandene Blüten. Diesen letzteren Fall zu beobachten hatte ich bei *R. acris* Gelegenheit. Es waren dies 2 Blüten von einem Exemplar, welches Dimoni in Mazedonien gefunden hat. Es war dabei interessant, daß auch die Fruchtblätter in diesen Blüten in kleine gelbe Blättchen verwandelt waren, welche sich zur Mitte hin verkleinerten. Die Zahl aller petaloiden Blättchen war etwa 80, aber außen war ein normaler, grüner, fünfzähliger Kelch entwickelt.

In der Literatur sind gefüllte Blüten bei folgenden Arten beschrieben: *R. aconitifolius, acris, asiaticus, bulbosus, bullatus, chaerophyllus, gramineus, lapaceus, millefoliatus, montanus, nemorosus, polyanthemos, repens* u. s. w.

Bei der Art *R. auricomus* kommt eine Erscheinung vor, die wir bei den übrigen Arten nicht beobachten können. Die Zahl der Petalen pflegt hier auch bisweilen größer zu sein als 5, aber häufiger kommt die entgegengesetzte Erscheinung, nämlich eine geringere Zahl der Petalen, vor. In der Natur können wir an demselben Standorte Blüten dieser Art finden, die nur 4 Petalen, oder 3, 2, ja auch nur 1 Petalum haben, oder sogar keine Petalen besitzen. Es ist klar, daß sich hier an Stelle der Petalen Staubblätter entwickelt haben.

Wie wir schon erwähnten, stehen die Kelchblätter in einem und die Kronblätter im anderen fünfzähligen Quirl, wobei einzelne Blättchen beider Quirle wechselseitig alternieren. In jenen Fällen, wo mehr als fünf Kronblätter oder vielleicht mehr als 5 Kelchblätter entwickelt sind, können wir eine ganze Reihe verschiedener Stellungen wie bei *Hepatica triloba* konstatieren. Dabei gilt die Regel, daß, wenn die Zahl der Kelch- und Kronblätter gleich ist, die Blätter beider Quirle alternieren, also bei normaler Anzahl 5 Kelch- und 5 Kronblätter, weiter, wenn 6 Kelch- und 6 Kronblätter

oder 7 Kelch- und 7 Kronblätter vorhanden sind. Bei ungleicher Zahl der Kelchblätter zeigen sie gewöhnlich eine spiralige Stellung, also eine Aufhebung der zyklischen (Fig. 3). Davon werden wir aber noch später reden.

Eine noch größere Variabilität als die Arten der eigentlichen Gattung *Ranunculus* weisen die Arten der Sektionen *Batrachium* und *Callianthemum* auf, die auch von einigen Botanikern als selbständige Gattungen aufgefaßt werden. Die Zahl der Kronblätter schwankt hier zwischen 5 und 15.

Bei der Gattung *Ficaria* ist der Kelch gewöhnlich dreiblättrig, aber da kommen oft noch 2 weitere Blättchen hinzu, so daß der Kelch dann fünfblättrig ist. Aber diese 2 Blättchen gehören eigentlich nicht zum Kelche, denn es sind 2 Prophylla, die von dem Stiele bis unter die Blüte heraufrückten und mit 3 Kelchblättern dann

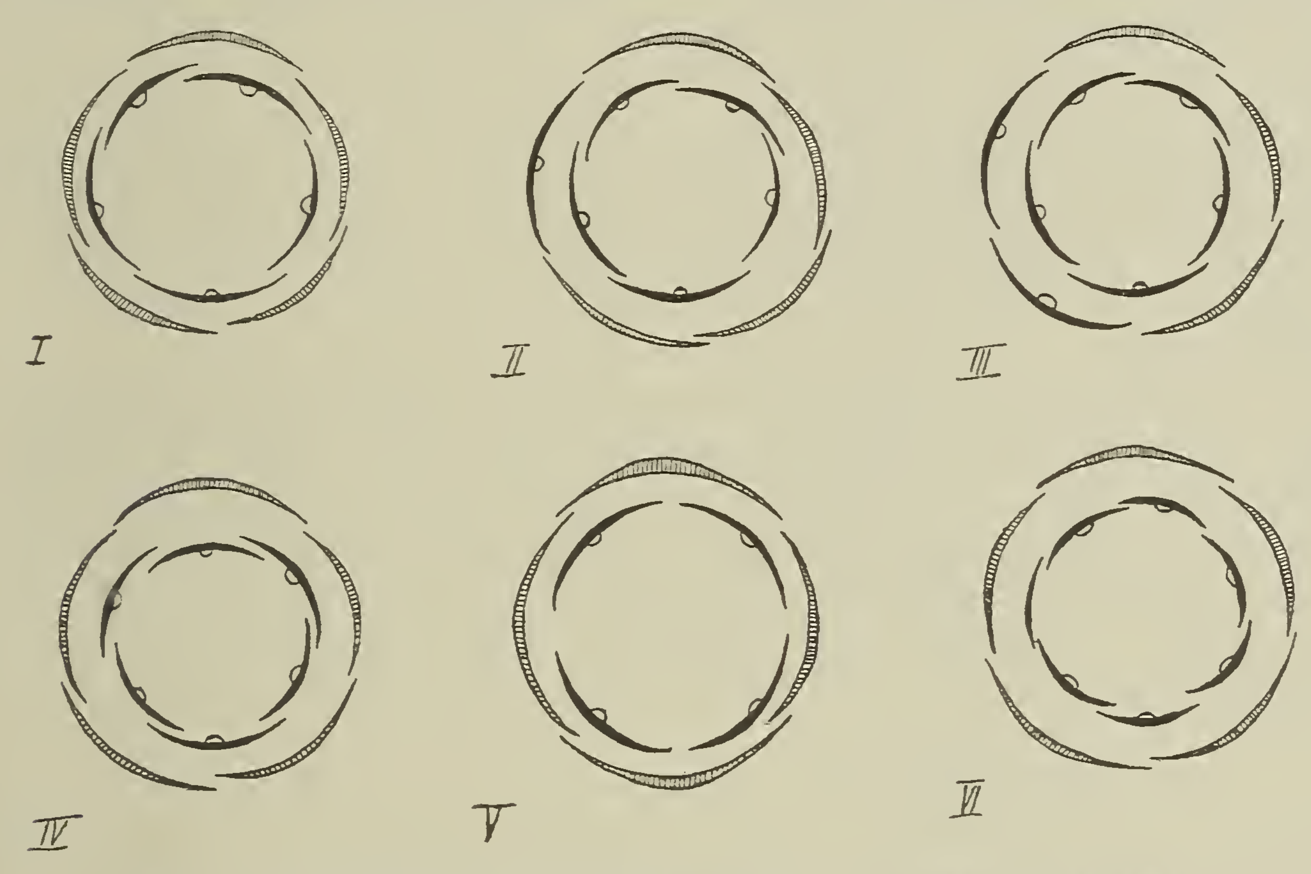


Fig. 3. Verschiedene Blütendiagramme von *Ranunculus acris*.

einen fünfzähligen Kelch bilden. Den Kelchblättern folgen dann am häufigsten 8 oder 9 Kronblätter, aber nicht selten finden wir auch 7 oder 10, 11, 12 oder 13 Kronblätter. Die Stellung dieser Kronblätter ist sehr verschieden, aber gewöhnlich folgen dem Kelche 2 oder 3 dreizählige Quirle der Kronblätter.

Bei der Gattung *Myosurus* besteht wie bei *Ranunculus* die Blütenhülle am häufigsten aus 5 gespornten Kelchblättern und 5 schmalen Kronblättern, die eigentlich Nektarien vorstellen. Aber keineswegs selten sind Fälle, wo die Zahl der Kelchblätter höher steigt, oder wo die Zahl der Kronblätter eine andere als 5 ist. Wir können da eine ähnliche Reihe verschiedener Fälle vorführen wie bei *Ranunculus*. Ich selbst habe folgende gefunden:

5	Kelchblätter	5	Nektarien	6	Kelchblätter	5	Nektarien
5	„	3	„	7	„	3	„
5	„	4	„	7	„	4	„
6	„	4	„	7	„	5	„
6	„	3	„				

Eine Vergleichung dieser Variationen mit jenen bei der Gattung *Ranunculus* ist sehr interessant. Während dort eher die Zahl der Kronblätter größer wurde, wird hier die Zahl der Kelchblätter größer und vermindert sich die Zahl der Kronblätter. — Sehr interessant ist auch die Verfolgung der Zahl der Staubblätter, die hier nicht so groß ist wie bei *Ranunculus*. Die Zahl der Staubblätter steigt nämlich nicht höher als bis auf 14, während sie anderseits (nach Eichler) bis auf 4 sinkt. Ich selbst habe Blüten mit 6—12 Staubblättern gefunden. Über die Bedeutung dieser geringen Zahl der Staubblätter werden wir später reden.

Die Arten der Gattung *Adonis* wollen wir einzeln besprechen. *A. aestivalis* hat normalerweise 5 Kelchblätter und 8 Kronblätter. Der Kelch, soweit ich selbst diesfalls Beobachtungen anzustellen in der Lage war, bleibt immer fünfzählig, aber die Krone verändert die Zahl ihrer Blätter. Die ersten terminalen Blüten an der Hauptachse sind immer achtzählig in der Krone, aber die Blüten an den Nebenachsen haben häufig minderzählige Kronen (sieben-, sechs- oder sogar fünfzählige), in welch letzterem Falle dann die Blütenhülle aus 5 wechselseitig alternierenden Sepalen und 5 Petalen besteht. Dieselben Verhältnisse sehen wir auch bei *A. flammeus*, obgleich die Variabilität hier geringer ist, und weiter bei *A. microcarpa*.

A. vernalis stimmt mit den übrigen Arten nur in dem überein, daß sie einen fünfzähligen Kelch hat, der auch fast immer fünfzählig bleibt. Ich habe jedoch 2 Blüten gefunden, die 6 Kelchblätter besaßen und sogar eine Blüte, die 7 Kelchblätter hatte. Die Zahl der Kronblätter ist bei dieser Art weit größer und schwankt zwischen 12 und 22. Am häufigsten kommt der Fall vor, wo 16 Kronblätter entwickelt sind, die in 2 achtzähligen und alternierenden Quirlen stehen.

Eranthis hiemalis hat normalerweise ein dreizähliges Involukrum, 6 Kelchblätter, die kronenartig gefärbt sind, in 2 dreizähligen Quirlen stehen und wechselseitig wie auch mit den Involukralblättchen alternieren. Die Krone besteht gewöhnlich aus 6 tütenförmigen Nektarien, die wieder mit den Kelchblättern abwechseln. Aber von dieser normalen Zahl kommen sehr zahlreiche Abweichungen vor. Es sind häufig 7 Kelchblätter entwickelt. Ihre Stellung ist ähnlich jener, die wir bei *Hepatica triloba* gesehen haben, 2 sind nämlich an einer Seite angenähert. Die Zahl der Nektarien ist mehr variabel, es kommen häufig 7, 8 oder auch 9 vor. Sehr selten ist die Zahl der Kelchblätter geringer. Ich habe nur einmal eine Blüte gefunden, bei der 5 Kelchblätter mit 5 tütenförmigen Kronblättern abwechselten. Die Zahl der Involukralblättchen war dabei normal. Diese Blüte habe ich im botanischen Garten der böhmischen Universität zu Prag gefunden, wo ich im Verlaufe einiger Jahre etwa 100 Blüten zu untersuchen Gelegenheit hatte.

Auch bei verschiedenen Arten der Gattung *Helleborus* finden wir häufig Fälle, wo die Blüten eine andere Zahl der Kelchblätter und Nektarien aufweisen als die, welche wir normalerweise bei ihnen finden. — Die Zahl der kronartigen Kelchblätter beim ge-

meinen *H. niger* ist ziemlich konstant; wir finden verhältnismäßig sehr selten 6 Kelchblätter, die dann in 2 abwechselnden Quirlen stehen. Aber die Zahl der tütenförmigen Nektarien ist sehr variabel; am häufigsten kommen die Zahlen 8 und 13 vor. Außerdem können wir auch andere, manchmal ziemlich hohe Zahlen beobachten, zum Beispiel 18. — Auch bei anderen Arten finden wir dieselben Verhältnisse, nur die Zahl der Nektarien bei einigen Arten pflegt weit größer zu sein, und fünfzählige Quirle der Kelchblätter sind noch konstanter.

Conventz und Čelakovský führen zum Beispiel bei *H. foetidus* Fälle an, wo 6 Kelchblätter entwickelt waren, welche, wie bei von mir an *H. niger* gefundenen Blüten in 2 dreizähligen und abwechselnden Quirlen standen.

Isopyrum thalictroides hat gewöhnlich 5 Kelchblätter und 5 Nektarien, aber wir finden auch Blüten mit 6 Kelchblättern und 6 Nektarien oder mit 4 Kelchblättern und 4 nektarienförmigen Petalen. In allen diesen Fällen alternieren die Blätter beider Quirle wechselseitig. Aber bisweilen ist die Zahl der Kelchblätter und der Nektarien nicht dieselbe, zum Beispiel 5 Kelchblätter und 4 Nektarien. Die Zahl der Staubblätter schwankt zwischen 8 und 15.

Bei der Gattung *Nigella,* sei es *N. sativa, arvensis* oder *damascena,* ist die normale Zahl der Kelchblätter 5, die Zahl der tütenförmigen Nektarien, die den Kronblättern entsprechen, gewöhnlich 8. Die Zahl dieser Nektarien variiert aber wieder sehr bedeutend, während die Zahl der Kelchblätter schon konstanter ist. — Bei *N. sativa* habe ich folgende Fälle gefunden:

5	Kelchblätter	5	Nektarien	(nur einmal)
5	"	6	"	
5	"	7	"	
5	"	8	"	(am häufigsten)
5	"	9	"	
5	"	10	"	
6	"	6	"	
6	"	8	"	
6	"	10	"	

Alle diese Fälle habe ich auch bei den übrigen Arten gefunden. — Bei den Arten *N. sativa* und *N. damascena* werden in der Literatur auch gefüllte Blüten beschrieben. Die Füllung beruht hier auf Petalisation der Staubblätter.

Weiter muß ich hier auch erwähnen, daß ich bei *N. sativa* Kelchblätter gefunden habe, die nur teilweise getrennt waren oder sogar mit ihren Basen zusammenhingen. Daraus folgt, daß die Zahl der Kelchblätter sich hier durch Dedoublierung vermehrt, wie wir es schon bei der Gattung *Thalictrum* gesehen haben (Fig. 4).— Aber meiner Meinung nach können wir nicht alle Fälle der größeren Zahl der Kelchblätter durch Dedoublierung erklären, sondern nach meinem Dafürhalten vergrößert sich die Zahl einfach dadurch, daß in der genetischen Spirale die Entwicklung eines weiteren Gliedes zu einem Kelchblatt eintritt, wie auch Eichler solche Fälle bei

allen Ranunculaceen in der angeführten Weise erklärt. Diese Ansicht wird auch durch den Umstand bestätigt, daß nicht immer eine größere, sondern oft auch eine kleinere Zahl, zwar nicht der Kelchblätter, aber doch der Nektarien zur Entwicklung gelangt. Gegen Eichler müssen wir aber akzentuieren, daß Dedoublement der Kelchblätter oder Kronblätter wirklich vorkommt; unzweifelhaft ist dies bei *Thalictrum, Nigella* und, wie wir noch später sehen werden, auch bei *Clematis* der Fall.

Bei unserer gemeinen Trollblume *(Trollius europaeus)* ist das Diagramm sehr veränderlich. Außerhalb der Blüte stehen gewöhnlich 5 annähernd kronenartig gefärbte Blättchen, so daß wir sie für einen Kelch halten könnten, aber weder ihre Zahl noch ihre Stellung ist konstant. Sie bilden häufig keine geschlossenen Quirle, sondern übergehen deutlich in fortsetzender Spirale in weitere Perigonblätter, von denen sie nicht einmal in ihrer Farbe abweichen. Weiter folgen in der Spirale 6—10 Kronblätter, an welche sich eine unterschiedliche Zahl (6—20) von schmalen dunkleren Blättchen anreiht, die einen Übergang zu den Staubblättern vorstellen, was auch viele Übergangsformen bestätigen. Hier können wir gewiß von keiner normalen, im Perigon herrschenden Zahl überhaupt sprechen, eigentlich gar nicht einmal von einer Differenzierung des Kelches und der Krone. — Gefüllte Blüten sind bei *Trollius europaeus,* wie auch bei *Trollius nepalensis* eine häufige Erscheinung.

Bei unserer Dotterblume, *Caltha palustris,* können wir von einer normalen Zahl der Perigonblätter sprechen, denn hier sind 5 Perigonblätter wirklich am häufigsten entwickelt. Wir sehen, daß auch hier die Zahl 5 immer wieder zurückkehrt, wenigstens im äußeren Quirle des Perigons. Die Ausnahmen von dieser Zahl der Perigonblätter sind bei *Caltha* etwa so häufig wie bei *Ranunculus acris.* Wir finden oft 6, 7, 8, 9 oder auch 10 Perigonblätter. In der genetischen Spirale können sich also nach 5 normalen Perigonblättern zufälligerweise noch 5 weitere Perigonblätter anstatt der Staubblätter entwickeln. Wir müssen solche Blüten für reicher entwickelte halten, denn auch die Zahl der Staubblätter in solchen Blüten pflegt größer zu sein, als in Blüten mit geringerer Zahl der Perigonblätter. Im botanischen Garten der böhmischen Universität zu Prag wachsen die Dotterblumen unter vorzüglichen Lebensbedingungen und da hat nur etwa die Hälfte aller Blüten ein fünfzähliges Perigon. Gefüllte oder halbgefüllte Blüten sind bei der Dotterblume auch häufig. Die Arten der Gattung *Cimicifuga* und *Actaea* haben 4 oder 5 Kelchblätter und 4—5 schmale Kronblätter. *Actaea spicata* z. B. hat am häufigsten 4 Kelchblätter, seltener 5, aber die Zahl der Kronblätter schwankt zwischen 4 und 5. Bei derselben Zahl der Kelch- und Kronblätter alternieren einzelne Blätter wechselseitig. *Cimicifuga foetida* hat auch gewöhnlich 4 oder 5 Kelchblätter, dann folgen aber 1, 2, höchstens 3 Petalen, die eine merkwürdige, schalenförmige Form besitzen. Die verwandte *Botrophis actaeoides* hat 4 oder 5 Kelchblätter, aber 8—12 schmale, oben zerteilte Blättchen.

Die Arten der Gattung *Paeonia* haben normalerweise Kelch und Krone fünfzählig, aber in beiden Quirlen kommen häufige Variationen vor. — Bei *P. officinalis* ist die Zahl der Kelchblätter nicht immer deutlich, denn manchmal bilden die Vorblätter Übergangsformen zu den Kelchblättern und bisweilen sind sie auch dicht unter der Blüte zusammengedrängt, weshalb wir nicht sagen können, welches Blatt eigentlich das erste Kelchblatt ist. Die Form aller Sepalen ist hier nicht dieselbe, sondern sie verändert sich fortschreitend von dem äußersten zu dem innersten. Davon wollen wir aber erst später mehr sprechen. Auch die Krone entwickelt nicht selten eine größere Zahl von Blättern; wir finden auch 6, 7, 8, ja sogar mehrere. Ebenso verhält sich die Sache bei anderen Arten, z. B. bei *P. tenuifolia,* wo 10 oder bis 12 Petalen vorkommen. Außerdem werden, wie allgemein bekannt ist, Paeonien mit gefüllten Blüten in den Garten kultiviert. Aber auch



Fig. 4. *Nigella sativa.*
2 an der Basis zusammenhängende Blätter.

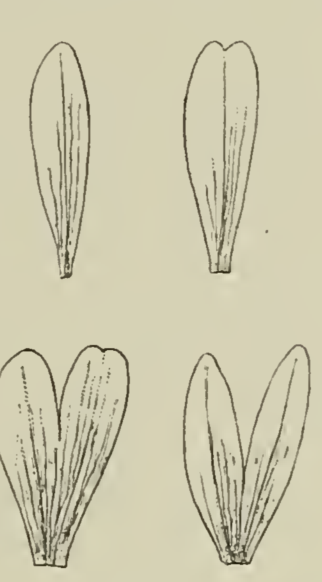


Fig. 5.
Fortschreitende Teilung der Perigonblätter bei *Clematis recta.*

in der Natur füllen sich die Blüten durch Petalisation der Staubblätter.

Wir gehen nun zur Gattung *Clematis* über. Die meisten Arten dieser Gattung haben einfache Perigone, normalerweise am häufigsten 4 Perigonblätter. So finden wir zum Beispiel bei unserer einheimischen Art *C. recta* in der Natur die große Mehrzahl aller Blüten mit 4 Perigonblättern. Wo aber die Pflanze auf besserem Boden wächst, vermehren sich sogleich die Perigonblätter. Im botanischen Garten zu Prag, wo die Pflanzen einen vorzüglichen Boden und sehr günstige Lebensbedingungen haben, hat nur die Minderheit der Blüten vierzählige Perigone, während die meisten fünf-, sechs- oder sogar siebenzählige Perigone besitzen.

Hier müssen wir aber einen wichtigen Umstand erwähnen. Wir finden nämlich sehr oft bei *Clematis recta* Perigonblätter, welche oben einen kleinen Einschnitt haben oder mit einem solchen, der bis zur Hälfte des Blattes geht. Weiter finden wir auch bis über die Hälfte zerteilte Blätter und endlich Blättchen, die nur an der Basis zusammenhängen. (Fig. 5.)

Daraus folgt, daß sich die Perigonblätter durch Dedoublement, also durch Längsteilung vermehren können. Da aber die Fälle der teilweise geteilten Blätter so häufig sind, so bin ich der Meinung, daß sich die Perigonblätter durchweg durch Dedoublement, wenigstens bei dieser Art, vermehren. Ein weiterer Beweis hierfür ist der Umstand, daß, wenn 5, 6 oder 7 Blättchen entwickelt sind, niemals eines von ihnen aus dem Kreise herausrückt, sondern alle in einem Quirl stehen. — Auch bei der schönen *C. Jackmani* können wir häufig 5 Perigonblätter anstatt der 4 normalen finden; auch hier hängen bisweilen 2 von ihnen an ihrer Basis zusammen. Es ist also deutlich zu sehen, daß ebenfalls hier eine Dedoublement stattfindet.

Ähnlicherweise vermehrte sich die Zahl der Perigonblätter durch Dedoublement bei den Arten *C. hexapetala* und *C. decapetala,* aber die größere Zahl der Perigonblätter wurde konstant. — Ganz anders verhält sich aber die Art *C. cylindrica,* wo auch Blüten mit 5 Perigonblättern bisweilen vorhanden sind, wobei aber das fünfte Blättchen ganz deutlich im Inneren des vierzähligen Kreises und zwar in der Lücke zwischen 2 Blättchen desselben Kreises steht. Daraus folgt, daß dieses Blättchen sich an der Stelle des Staubblattes entwickelte. Wir müssen also annehmen, daß bei einigen Arten der Gattung *Clematis* die Vermehrung der Perigonblätter durch Dedoublement stattfindet, während sich bei anderen Arten die Perigonblätter ähnlicherweise vermehren wie bei den meisten übrigen Ranunculaceen, nämlich durch Hinzutreten weiterer Perigonblätter an Stelle der Staubblätter.

Wir haben also gesehen, daß die Zahl der Perigonblätter — es mag der Kelch und die Krone schon oder noch nicht differenziert sein — fast bei allen Ranunculaceen nicht nur in den Grenzen derselben Gattung, sondern auch in den Grenzen derselben Art sehr bedeutend variiert, und daß die Abweichungen weit häufiger sind, als wir es bei anderen Angiospermen zn sehen gewöhnt sind.

Aber noch einem Umstande müssen wir unsere Aufmerksamkeit zuwenden. Bei der Aufzählung der Gattungen und Arten mit variabler Zahl der Perigonblätter haben wir die Arten der Gattungen *Delphinium* und *Aconitum* ganz übergangen. Diese Arten haben durchweg zygomorphe Blüten. Die Zahl und Stellung der Perigonblätter ist nämlich bei diesen Gattungen sehr konstant und sind die Ausnahmen sehr selten. Bei unserem gemeinen Rittersporn, *D. Consolida,* gelang es mir nicht, eine einzige Ausnahme vom normalen Zustande der Blüte zu finden, obgleich ich Hunderte von Blüten untersuchte. In der Literatur sind bei *D. Consolida* und auch bei noch anderen Arten gefüllte Blüten beschrieben worden, besonders bei *D. Ajacis;* ich selbst kann derlei Fälle nicht bestätigen. Der normale Zustand ist hier weit konstanter, als bei anderen Ranunculaceen.

Was die Gattung *Aconitum* betrifft, so gilt von ihr dasselbe, was von *Delphinium* gesagt worden ist. Die Zahl der Kelchblätter, die den äußeren kronartig gefärbten Kreis bilden, ist ganz konstant. Die Zahl der Kronblätter, die teils als 2 Nektarien, teils als rudi-

mentäre Bändchen entwickelt sind, variiert nur insoweit, daß die Zahl der Rudimente mehr oder weniger geringer ist. Bei der Art *A. Lycoctonum* sind 3 Rudimente oder auch nur ein einziges entwickelt; bei *A. Napellus* 6—5, ähnlicherweise bei *A. variegatum* 6—5 Rudimente. Es sind hier gewöhnlich 8 oder 7 Petalen entwickelt, also wie bei *Adonis*. Diese Variationen haben gewiß für uns keine Bedeutung, denn es handelt sich nur um ein weiteres Degenerieren der Rudimente. — Nur einmal habe ich in dem helmförmigen Kelchblatte bei *A. variegatum* 3 Nektarien und außerdem 6 rudimentäre Bändchen gefunden, die Zahl aller Petalen betrug also im Ganzen 9. Dieser Fall hat für uns gewiß eine weit größere Bedeutung, denn hier vermehrte sich wirklich die Zahl der Petalen über die normale Zahl hinaus.

Die Gattungen *Delphinium* und *Aconitum* erscheinen also den übrigen Gattungen der Familie *Ranunculaceae* gegenüber weit konstanter in ihren Blüten. Die Erklärung dieser Erscheinung müssen wir darin suchen, daß zygomorphe Blüten immer konstanter zu sein pflegen als aktinomorphe. Was die Erscheinung der Pelorien anbelangt, so können wir sie übergehen, da dieselben nur die Formen der Perigonblätter, aber nicht ihre Zahl betreffen.

4. Es besteht keine sichere Grenze zwischen den einzelnen Teilen der Blüten. Die Übergangsformen sind häufig. Im vorgehenden Kapitel haben wir gezeigt, daß die Zahl der Glieder der einzelnen Blütenteile schwankt und dadurch ein Teil sich bisweilen in das Gebiet des anderen verbreitet. Damit hängt das Vorkommen der Übergangsformen eng zusammen, die also in die Gebiete zweier Blütenteile gehören. Die Übergangsformen kommen in Blüten verschiedener Angiospermen vor; sehr bekannt sind zum Beispiel die Übergangsformen zwischen Staubblättern und Petalen in der Blüte der *Nymphaea alba,* aber nirgends sind sie eine so häufige Erscheinung wie bei den Ranunculaceen. Wir werden wieder die einzelnen Gattungen durchnehmen und die Übergangsformen, wo sie auftreten, in Betracht ziehen.

Gleich bei unserem gemeinen Leberblümchen, *Hepatica triloba,* kommen Übergangsformen zwischen Perigonblättern und Staubblättern sehr häufig vor. Ihre Form ist sehr verschieden. Sie sind gewöhnlich blau und besitzen häufig rudimentäre Staubbeutelchen, es sind also deutliche Staminodien (Fig. 6). — Ganz ähnliche Staminodien, also ebenfalls Übergangsformen zwischen Perigonblättern und Staubblättern, finden wir ziemlich häufig auch bei *Anemone nemorosa,* besonders an Standorten, wo die Blüten ein mehrzähliges Perigon haben. Wie bei *Hepatica,* so auch bei *Anemone nemorosa* nehmen die Staminodien dieselbe Stellung ein, wie in anderen Fällen überzählige Perigonblätter. Bei *Anemone ranunculoides* sind die Staminodien eine seltene Erscheinung. Bei *Pulsatilla* und *Thalictrum* habe ich sie nicht beobachtet.

Bei der Gattung *Ranunculus* sind zwei solche schwankende Grenzen in der Blüte, nämlich zwischen dem Kelche und der Krone einer- und zwischen der Krone und den Staubblättern andrerseits. Es können also zwei Arten der Übergangsformen vorkommen, und

wir finden sie auch in der Tat ziemlich häufig. Wie wir schon erwähnt haben, finden wir häufig bei *R. acris* nur 4, 3 oder bisweilen sogar nur 2 grüne Kelchblätter, während die übrigen durch Blättchen, die vollständig den Kronblättern gleichen, ersetzt sind. Wir müssen sie für Kelchblätter halten, weil sie mit den übrigen grünen Blättern in einem Quirl stehen; ihrer Form und Farbe nach sind es jedoch Petalen. An der Basis haben sie auch ein von einer Schuppe gedecktes Nektarium. Dasselbe kommt auch bei anderen Arten, zum Beispiel bei *R. lanuginosus* vor. — Wirkliche Übergangsformen zwischen Sepalen und Petalen habe ich bei diesen Arten nicht gefunden. Sehr häufig kommen sie aber bei der Art *R. auricomus* vor. Bei dieser Art finden wir Blättchen, die teils grün, teils gelb gefärbt sind und dabei auch eine verschiedene Gestalt und Größe annehmen.



Fig. 6. *Hepatica triloba.* Ein normales Perigonblatt und Übergangsformen zu den Staminodien.

Fig. 7. *Ranunculus acris.* Übergangsformen zwischen Petalen und Staminodien.

Die Übergangsformen zwischen den Kron- und Staubblättern treten bei vielen Arten sehr häufig auf. Bei *R. acris* finden wir sie häufig in verschiedener Gestalt und Größe; einige von ihnen sind deutliche Staminodien, welche auch verkrüppelte Staubbeutel tragen (Fig. 7). Schließlich müssen wir noch die Übergangsformen von den Staubblättern zu den Fruchtblättern erwähnen, die auch in der Literatur beschrieben sind. So beschreibt zum Beispiel Wydler solche Übergangsformen bei der Art *R. auricomus* und Greene bei *R. hebecarpus* var. *pusillus*.

Auch bei *Myosurus minimus* kommen Übergangsformen sowohl zwischen den Kelchblättern und Nektarien als auch zwischen Nektarien und Staubblättern vor. Wenn die Zahl der Nektarien kleiner ist als 5, also wenn 4 oder 3 Nektarien entwickelt sind, sieht man deutlich, daß an die Stelle derselben Staubblätter getreten sind. Das ist auch ein Beweis dafür, daß die Grenze zwi-

schen Nektarien und Staubblättern nicht fest ist, ebensowenig wie zwischen den Sepalen und Nektarien.

Bei der Gattung *Adonis* kommen zweierlei Übergangsformen wie bei den vorher angeführten Gattungen vor. Bei *A. aestivalis* können wir bisweilen Blättchen finden, die teils grün, teils rötlich sind, also Übergangsformen zwischen Sepalen und Petalen vorstellen. Im Innern der Kronquirle finden wir bisweilen 1—2 schmale Blättchen, deutliche Staminodien. Auch bei der Art *A. vernalis* finden wir ähnliche Staminodien, die zufälligerweise auch verkümmerte Staubbeutel tragen.

Bei *Aquilegia vulgaris* sind die Blüten zur Füllung geneigt. Es verwandeln sich nämlich die Staubblätter in Petalen mit Spornen, die, wenn sie in mehreren Kreisen folgen, sich wie Papiertüten hintereinander einstechen. Da kommen dann auch Übergangsformen vor: die Staubblätter mit spornförmigen Anhängseln, welche aus dem Konnektiv in verschiedenen Längen herauswachsen.



Fig. 8. *Helleborus Kochii.*
a) ein Kelchblatt mit verkümmertem Nektarium an der Basis; b) ein auf dieselbe Weise wie ein grünes geteiltes Blatt entwickeltes Kelchblatt.

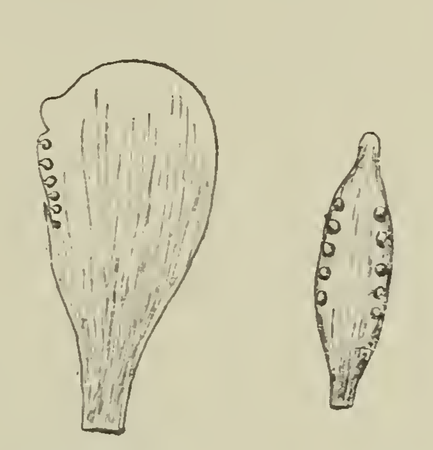


Fig. 9. *Caltha palustris.*
Blättchen mit Ovulen.

Bei der Gattung *Helleborus* und zwar bei der Art *H. Kochii* habe ich Übergangsformen zwischen den Kelchblättern und den tütenförmigen Nektarien gefunden. Es waren dies sonderbar verkümmerte Blättchen, die gewissermaßen eine Andeutung von Tüten bildeten und teils, gleich den übrigen Kelchblättern gelb-grün, teils, wie die übrigen Nektarien, grün gefärbt waren (Fig. 8, *a*). Bei der Art *H. niger*, nämlich in gefüllten Blüten, kann man viele und verschiedene Übergangsformen zwischen Sepalen und Nektarien oder zwischen Nektarien und Staubblättern beobachten. Koepen beschreibt solche Übergänge. Mir ist es nicht gelungen, solche Formen zu finden. — Masters beschreibt eine Übergangsform zwischen dem Kelchblatte und Nektarium bei *H. olympicus.* Endlich muß man auch Übergangsformen erwähnen, welche zwischen Staubblättern und Karpellen bei *H. foetidus* beobachtet worden sind.

Bei der Dotterblume, *Caltha palustris,* kommen Übergangsformen zwischen Perigon- und Staubblättern besonders dann vor, wenn die Zahl der Perigonblätter über 5 hinausgeht, was begreif-

lich ist, weil das Perigon sich hier über sein Gebiet hinaus in dasjenige der Staubblätter verbreitet. Es ist interessant, daß diese rudimentären Blättchen zuweilen nicht verkümmerte Staubbeutel tragen, wie man erwarten könnte, sondern an ihren Rändern deutliche rudimentäre Ovula haben. Es sind das also Übergangsformen nicht zu den Staubblättern, sondern zu den Fruchtblättern. Zugleich sind diese Fälle Beweise für die Foliolar-Theorie der Ovula. Die Ovula sitzen entweder nur auf einem Rande oder auf beiden, wie ich selbst beobachtet habe (Fig. 9).

Bei *Eranthis hiemalis* beobachtete Masters Übergangsformen zwischen flachen Sepalen und tütenförmigen Nektarien.

Bei *Xanthorhiza apiifolia* sind gewöhnlich 1 oder 2 fünfzählige Kreise der Staubblätter und ebenso 1—2 fünfzählige Kreise der Fruchtblätter entwickelt. Aber es geschieht manchmal, daß den Staubblätterkreis nicht ausschließlich Staubblätter bilden, sondern teilweise auch nektarienförmige Petalen, oder daß im zweiten Kreise einige Staubblätter durch Karpelle vertreten sind. Diese Fälle, die von Eichler beschrieben worden sind, beweisen auch die Unbestimmtheit der Grenzen zwischen den einzelnen Blütenteilen.

Bei der Art *Paeonia Moutan* erwähnt Schimper dieselbe Erscheinung, die wir bei *Caltha* gesehen haben, nämlich daß an den Rändern der Petalen bisweilen Ovula sitzen. Andere Autoren beschreiben Fälle, wo auf den Karpellen die Staubbeutel entwickelt waren (z. B. Weber, Cramer). Bei der Art *P. officinalis* habe ich Übergangsformen zwischen Petalen und Staubblättern gefunden. Es liegt die Vermutung nahe, daß solche Übergangsformen auch bei anderen Arten der Gattung *Paeonia* vorkommen dürften.

Wir haben aber gesehen, daß Übergangsformen zwischen den einzelnen Blütenteilen fast bei allen Gattungen der Ranunculaceen beobachtet werden können und zwar besonders häufig bei jenen Arten, wo die Zahl der Petalen nicht konstant ist, sondern bedeutend variiert. — Es ist interessant, daß bei Arten der Gattung *Clematis,* wo sich die Perigonblätter durch Dedoublement vermehren, die Übergangsformen zwischen Perigon- und Staubblättern nicht vorkommen. Es ist dies ein weiterer Beweis dafür, daß hier Dedoublement der Perigonblätter stattfindet.

An dieser Stelle müssen wir die Meinung einiger Autoren erwähnen, daß die Petalen durch Umwandlung der Staubblätter entstanden sind und daß die Übergangsformen zwischen Staubblättern und Petalen einen Beweis für die Richtigkeit dieser Ansicht bilden. Čelakovský hält dafür, daß die Ranunculaceen den besten Beleg dazu liefern. Mit demselben Rechte könnten wir aber die Staubblätter für umgewandelte Petalen erklären. Wir können deshalb diese Meinung nicht als richtig anerkennen. In der genetischen Spirale entwickelten sich einfach die äußeren Glieder als Perigonblätter — zufälligerweise in Sepalen und Petalen differenziert — weiter im Innern des Perigons die Staubblätter und schließlich die Fruchtblätter. Jene Übergangsformen sind deshalb entstanden, weil sie sich an der neutralen Grenze zweier Blütenteile befanden.

Bei den Ranunculaceen sind diese Übergangsformen besonders häufig, weil das Gebiet der einzelnen Blütenteile nicht genau begrenzt ist.

5. Der vorhergehenden Erscheinung ganz ähnlich ist das Vorkommen der Übergangsformen zwischen den Kelch- oder Perigonblättern und den Hochblättern. Während jene Übergangsformen in den Grenzen der eigentlichen Blüte auftraten, befinden sich diese an der Peripherie der Blüte, wodurch die Grenze der eigentlichen Blüte aufgehoben wird. Nun wollen wir weiter die hierher gehörigen Fälle wieder bei den einzelnen Gattungen besprechen.

Die Blüte der *Hepatica triloba* ist unten von drei Involukralblättern unterstützt, die von einem Laien leicht als Kelch angesehen werden könnten. Aber es ist zwischen ihnen und den eigentlichen Perigonblättern ein kurzes Stielchen vorhanden, welches uns zeigt,

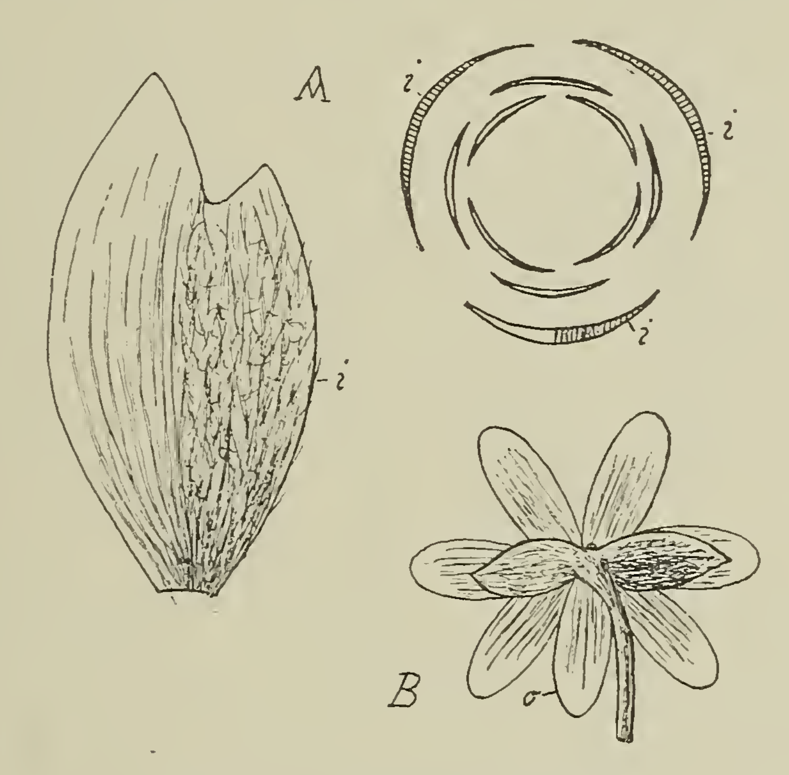


Fig. 10. *Hepatica triloba.*
A ein Blatt teils petaloid, teils grün gefärbt (*i*), Diagramm der Blüte mit diesem merkwürdig entwickelten Blatte. *B* Eine Blüte, in der eines der Involukralblätter als petaloid gefärbtes Blättchen entwickelt ist.

daß die Involukralblätter nicht zur Blüte gehören, sondern daß es Hochblätter sind, die im Quirl stehen. Bisweilen und nicht selten geschieht es jedoch, daß eines der Involukralblätter, nämlich das letzte in der genetischen Spirale, blaugefärbt ist und so vollständig den Perigonblättern gleicht (Fig. 10, *B*, o.). In diesem Falle ist das Stielchen zwischen dem Involukrum und der eigentlichen Blüte gar nicht deutlich, und verschwindet also die Grenze zwischen beiden. — Bisweilen ist eines der Perigonblätter grünlich und an der Außenseite behaart, während die übrigen kahl sind; es sind also Übergangsformen, die sich schon im Perigonquirl befinden. — Einmal habe ich einen sehr interessanten Fall bei einem Leberblümchen aus dem botanischen Garten zu Prag gefunden. Es besaß ein merkwürdig entwickeltes Involukralblatt, dessen eine Hälfte grün und behaart, während die andere Hälfte größer, blaugefärbt

und kahl war. Gewiß eine sehr interessante Übergangsform (Fig. 10, *A*).

Bei den Gattungen *Anemone* und *Pulsatilla* gelang es mir nicht, solche Übergangsformen an der Außenseite der Blüte zu finden, aber bei diesen beiden Gattungen sind in der Literatur solche Übergangsformen beschrieben worden. Loew und Zimmermann beschreiben solche Fälle bei *A. nemorosa*. Eines der Involukralblätter hatte Form und Farbe der Perigonblätter. — Pluskal (Flora. 1849. p. 641) beschreibt einen ganz ähnlichen Fall, bemerkt aber, daß jenes merkwürdig entwickelte Blättchen eine ganz ungewöhnliche Lage hatte, nämlich in der Mitte des Stieles, etwa zwischen der eigentlichen Blüte und den übrigen zwei Involukralblättern, die normal entwickelt waren. — Ähnliche Fälle werden aber auch bei anderen Arten der Gattung *Anemone* angeführt, zum Beispiel bei *A. baldensis, A. coronaria, A. hortensis, A. Pavoniana.* Interessant ist der Fall, den Hitchcock bei *A. dichotoma* beschreibt (Bot. Gazette 1888). Unter der Blüte befand sich ein Phyllom, das zur Hälfte ein Perigonblatt, zur Hälfte ein Involukralblatt war, also ein ähnlicher Fall, wie ich ihn bei *Hepatica triloba* gefunden habe. Engelmann (De antholysi prodromus) beschreibt eine wunderbare Abnormität bei der Art *A. ranunculoides*. Das Internodium zwischen Involukrum und der eigentlichen Blüte war ganz verkürzt; eines der Perigonblätter war zur Hälfte grün und geteilt, während die übrigen normal waren. Außerdem war die Blüte durchgewachsen, die weiter wachsende Achse trug noch eine normale Blüte.

Auch bei Arten der Gattung *Pulsatilla* werden solche Abnormitäten angeführt. Jaeger beschreibt Übergangsformen zwischen Involukralblättern und Perigonblättern bei *P. patens*. Bisweilen kommt bei dieser Art und auch bei *P. vernalis* der Fall vor, daß eines der Involukralblätter in ein, den Perigonblättern vollständig durch Farbe und Form gleichendes Blatt umgewandelt ist. Diesen Fall beschreibt man auch bei *P. alpina* und *P. vulgaris*. Bezüglich der letztgenannten Art beschreibt Koch alle möglichen Übergangsformen zwischen Involukral- und Perigonblättern.

Aus allen diesen Fällen folgt, daß die Grenze zwischen dem Involukrum und der eigentlichen Blüte bei allen diesen drei Gattungen, *Hepatica, Anemone* und *Pulsatilla* sehr labil ist. Wenn wir die Zahl solcher Abnormitäten bei diesen Gattungen mit der Zahl jener Abnormitäten, die bei verschiedenen Arten anderer Familien vorkommen, vergleichen, so sehen wir einen enormen Unterschied.

Von der Gattung *Ranunculus* ist für uns in dieser Beziehung besonders die Art *R. auricomus* wichtig. Bei dieser Art sind nämlich sehr häufig einige, 1, 2 oder bis 3 Kelchblätter als größere, grüne Blättchen mit einigen Lappen entwickelt, wodurch sie den grünen auf der Achse stehenden Hochblättern sehr ähnlich werden. Wenn ein solches Hochblatt dicht unter der Blüte steht, so können wir eigentlich nicht sagen, wo die Blüte ihren Anfang hat, da es hier keine Grenze zwischen den grünen Laubblättern und der Blüte

gibt. (Fig. 11.) — Eine für uns wichtige Abnormität beschreibt Camus bei *R. acris*. Er hat Blüten gefunden, wo nicht nur alle Kelchblätter durch Farbe und Gestalt den Petalen glichen, sondern sogar am Stiele unter der Blüte ein ähnlich gefärbtes Blättchen sich befand. — Bei derselben Art beschreibt Master Fälle, wo die Kelchblätter als grüne geteilte Blätter entwickelt waren.

Auch bei der Gattung *Helleborus* kommen Übergangsformen zwischen Kelch- und Hochblättern vor. Bei *H. Kochii* stehen auf dem Stiele zwei gezähnte und geteilte Hochblätter. Ich habe aber Blüten gefunden, bei denen eines der Kelchblätter ebenso gestaltet war wie die zwei Hochblätter, und außerdem eines der Kelchblätter als eine Übergangsform sich entwickelte, da es ein wenig geteilt war. Dabei hatte noch eines der Kelchblätter an der Basis ein teilweise entwickeltes Nektarium. (Fig. 8.) — A. Braun beschreibt einen ähnlichen Fall bei *H. foetidus*. Die einzelnen Kelchblätter waren den vegetativen Blättern ähnlich und dabei auch ein wenig

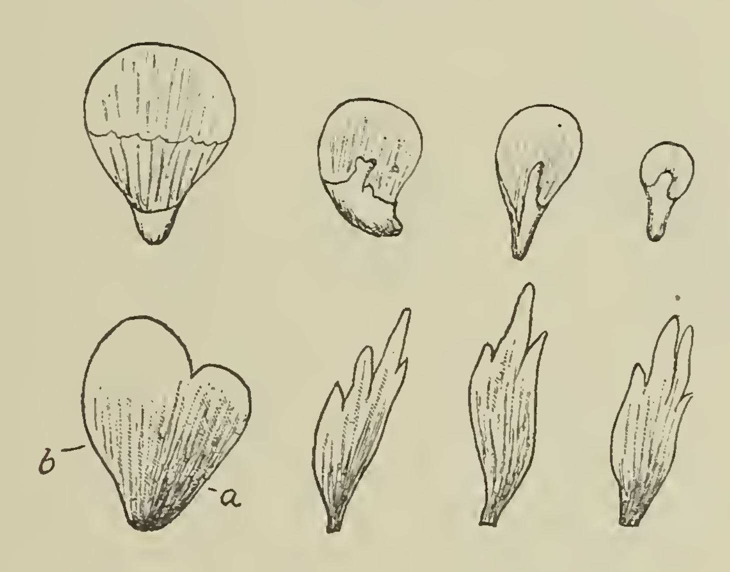


Fig. 11. *Ranunculus auricomus.*
Übergangsformen zwischen Petalen und Staubblättern (oben), ein Blatt teils kelchartig, teils kronenartig (unten links), Übergangsformen der Kelchblätter zu den Hochblättern.

von der Blüte entfernt. — Umgekehrt geschieht es bisweilen, daß die derben bräunlichen Hochblätter unterhalb der Blüte sich vergrößern und die Farbe und Größe der Kelchblätter annehmen. So geschieht es zum Beispiel bei *H. niger*.

Bei *Trollius europaeus* kommt zuweilen ein interessanter Fall vor. Ein ziemlich tief unterhalb der Blüte stehendes Hochblatt pflegt petaloid gefärbt zu sein. Es wird von einigen für ein petaloid gefärbtes Hochblatt, von anderen für ein auf den Stiel heruntergerücktes Perigonblatt gehalten. Ich hatte nicht Gelegenheit, einen solchen Fall zu untersuchen, deshalb kann ich auch nicht entscheiden, welche von den erwähnten Meinungen richtig ist, aber dieser Fall demonstriert uns abermals die schon wiederholt hervorgehobene Unbestimmtheit der äußerlichen Grenze der Blüte.

Derselbe Fall wird in der Literatur bei der Gattung *Caltha* beschrieben. Ich hatte auch Gelegenheit, denselben bei *Caltha palustris* zu finden. Auf dem Blütenstiele befindet sich ein petaloid gefärbtes Blättchen, während die Zahl der Perigonblätter nor-

mal, nämlich 5, ist. Deshalb müssen wir es für ein Hochblatt halten. — Bei der Dotterblume kommt noch ein anderer sehr interessanter Fall vor. Der Kelch ist ganz vergrünt, und eines der Kelchblätter ist auf den Stiel heruntergerückt, wobei zufälligerweise eine weitere Blüte aus der Achsel desselben herauswächst. (Weber, Masters, Engelmann.)

Den wichtigsten Beleg für die Übergangsformen zwischen den Kelch- und Hochblättern bieten uns die Arten der Gattung *Paeonia,* denn wir können hier fast immer eine allmählich fortschreitende Umwandlung der grünen Assimilationsblätter bis in die typischen Kelchblätter verfolgen. Bei der gemeinen *P. officinalis* finden wir neben den kurzen, schalenförmigen Sepalen gegen das Ende zu mehr ausgezogene Blätter, die einen allmählichen Über-



Fig. 12. *Paeonia tenuifolia.*
Übergangsformen zwischen Sepalen und Laubblättern.

gang zu den bisweilen dicht unter der Blüte stehenden Hochblättern bilden.

Beste Beispiele dieser allmählichen Übergänge von Hoch- zu Kelchblättern bieten uns alle Blüten der Art *P. tenuifolia.* Während die typischen Kelchblätter ziemlich breit und ganzrandig sind, weisen die Übergangsformen alle möglichen Übergänge bis zu vielfach gefiederten Blättern auf (Fig. 12).

Bei einigen Arten der Gattung *Clematis* sind Fälle beschrieben worden, wo eines der, ziemlich tief unterhalb der Blüte stehenden Blätter bis dicht unter die Blüte emporgerückt und petaloid gefärbt ist. Bei der Art *C. integrifolia* wurde dieser Fall einige Mal beobachtet. Ein solches Blatt ist bisweilen nur teilweise petaloid gefärbt. Penzig beschreibt diese Erscheinung bei *C. hy-*

brida, die häufig in Gärten kultiviert wird, und durch Bastardierung entstanden ist. Camus beobachtete vielmals bei *C. Vitalba* ein unterhalb der Blüte stehendes, petaloid gefärbtes Blättchen, das auch ein aus der normalen Lage hinaufgerücktes Hochblatt war. — Ich selbst habe diese Erscheinung an *C. cylindrica* (Nordamerika) im botanischen Garten zu Prag beobachtet. Diese Art hat gegenständige Blätter, die unten am Stengel unpaarig gefiedert und oben einfach sind. Ich habe eine Blume gefunden, bei der eines der gegenständigen Blätter in ein petaloid gefärbtes und den übrigen Perigonblättern ganz ähnliches Blättchen umgewandelt war; hierbei war dieses Blättchen bis dicht unter die Blüte hinaufgerückt. Die Blüte hatte dann scheinbar 5 gleiche Perigonblätter. Unten am Stengel war ein einziges unpaariges und gefiedertes Blatt, obgleich alle Blätter an der Blume gegenständig waren. In



Fig. 13. *Clematis cylindrica.*
Eine Blüte mit 5 Perigonblättern, von denen eines ein verwandeltes, gefiedertes Blatt ist (rechts). Schema des Teiles der Pflanze mit jener Blüte (links).

der Achsel dieses Blattes wuchs eine Nebenachse heraus, die ein Paar gegenständiger Blätter und eine terminale Blüte trug. In den Achseln jener Blätter wuchsen wieder Knospen heraus. Da diese Nebenachse Blätter und 3 Blüten trug, während die Hauptachse mit einer einzigen, terminalen Blüte endigte, war die Nebenachse stärker als die Hauptachse und deshalb verschob sie jene auch zur Seite und trat in ihre Richtung. Es war also ein Sympodium. Jenes fünfte Perigonblatt hatte also denselben morphologischen Wert, wie das erste gefiederte und unpaarige Blatt. Das bestätigte auch eine, aus dessen Achsel auswachsende winzige Knospe. (Fig. 13.)

Die Erscheinungen, die wir da zum Beispiel bei *Hepatica, Ranunculus, Caltha, Paeonia, Clematis* beobachtet haben, können wir nur bei einer geringen Zahl aller Angiospermen finden. Es ist dies ein Beweis, daß das Gebiet der eigentlichen Blüte hier

nicht genau begrenzt ist, wenn so häufige Übergangsformen vorkommen. Wenn wir an diese Erscheinungen denken, können wir mit der Meinung Eichlers übereinstimmen, daß keine Definition der Blüte genau ist, da wir nicht wissen, welches Phyllom wir für das erste, zur Blüte gehörende Blatt halten sollen. Eichler dachte wohl an Ovula und Placenten, weil er sie für Achsengebilde angesehen hat, was aber die Foliolartheorie nicht zuläßt.

6. Die Neigung zur Azyklie. Diese Neigung können wir überall beobachten, wo die Zahl der Perigonblätter nicht konstant ist, sondern mehr oder weniger schwankt. Dabei ist es gleichgültig, ob die Gattungen ein einfaches Perigon oder einen differenzierten Kelch und eine Krone besitzen. Bei diesen letzteren tritt die Azyklie gewöhnlich nur in der Krone hervor, während der Kelch fast immer ein geschlossener Quirl bleibt.

Bei *Hepatica* und *Anemone* ist die Blüte in jenen Fällen, wo das Perigon fünf- oder sechszählig ist, hemizyklisch, denn die Perigonblätter bilden entweder einen fünfzähligen einzigen Quirl, oder 2 dreizählige Quirle. Sind aber 7 Perigonblätter entwickelt, so ändert sich die Anordnung des zweiten Quirls und ist dann die Blüte nur im ersten Perigonquirl zyklisch. Wenn die Zahl der Perigonblätter noch größer ist, zum Beispiel 9 oder 11, so wird auch die zyklische Anordnung des ersten Quirls aufgehoben und ist die Blüte dann durchaus azyklisch, denn die genetische Spirale schreitet mit gewissen, allmählich sich verkleinernden Divergenzen von der Peripherie bis in die Mitte der Blüte fort. — Bei der Gattung *Pulsatilla* ist die Zahl der Perigonblätter ziemlich konstant, deshalb ist wenigstens der äußere, dreizählige Quirl der Perigonblätter beibehalten.

Bei der Gattung *Ranunculus* ist fast immer der Kelchquirl beibehalten, während die Krone (in jenen Fällen, wo mehr als 5 Kronblätter entwickelt sind) spiralig wird, so daß die Blüte schon von der Krone an azyklisch ist. Ebenso verhält sich die Sache bei *R. lanuginosus*, *rutaefolius*, *bullatus*, *millefoliatus*, *flabellata*, *californicus* und einer langen Reihe anderer Arten in größerem oder kleinerem Maße. Besonders bei Arten der Gattungen *Callianthemum* und *Butrachium* ist die Zahl der Kronblätter groß, wobei sie die Spiralstellung beibehalten.

Aber in Fällen, die bei *R. acris* ziemlich selten vorkommen (nämlich wenn auch die Zahl der Kelchblätter größer als gewöhnlich ist, besonders wenn 7 Kelchblätter und dabei auch mehrere, zum Beispiel 9 oder 10 Kronblätter entwickelt sind) bleibt nicht einmal der Quirl des Kelches geschlossen, sondern tritt eine Störung seiner Ordnung ein und ist dann die ganze Blüte durchaus azyklisch. Wir sehen aber, daß sogar bei der Gattung *Ranunculus* zwar selten, aber doch azyklische Blüten vorkommen.

Bei der Gattung *Ficaria* finden wir ähnliche Verhältnisse wie bei *Anemone* und *Hepatica*. Gewöhnlich bleibt der äußere dreizählige Quirl beibehalten, der für den Kelch gehalten wird. Damit wechselt ein weiterer, dreizähliger Quirl ab, während die übrigen (bis 6) Perigonblätter ihre spiralige Stellung behalten. Bisweilen

ist nicht einmal der zweite, dreizählige Quirl beibehalten, so daß nach dem ersten dreizähligen Quirl gleich die übrigen Perigonblätter in der Spirale folgen.

Bei der Gattung *Adonis* stehen die Kelchblätter in einem Quirl, da sie aber mit $^2/_5$ Divergenz gleich in die Spirale der Kronblätter mit $^3/_8$ fortschreiten, so müssen wir auch die ganze Blüte für azyklisch halten. Ebenso müssen wir gewiß die Blüte der Art *A. vernalis* für azyklisch erklären, denn die Zahl der Kronblätter ist noch größer und unbestimmter. Die Kelchblätter stehen wohl in einem Quirl und sind am Stiele in derselben Höhe inseriert, weshalb die Blüte eigentlich hemizyklisch ist. Nur in jenen Fällen, wo die Zahl der Kelchblätter größer ist, so zum Beispiel auf 7 steigt, ist die Blüte durchaus azyklisch.

Bei der Gattung *Helleborus* finden wir dieselben Verhältnisse wie bei *Adonis*, nur bilden die Kelchblätter einen geschlossenen Kreis, während die Nektarien (auch wenn ihrer nur 8 sind und wenn sie annähernd im Kreise stehen) eigentlich eine Spirale bilden, die in jene der Staubblätter übergeht, wie dies durch viele Übergangsformen und die häufig andere Zahl als 8 bestätigt wird.

Was wir bei *Nigella* finden, haben wir schon bei den vorgehenden Gattungen besprochen, es sind dort nämlich dieselben Verhältnisse in der Stellung der Blütenteile vorhanden. Wir erwähnen nur, daß wieder in Fällen, wo die Zahl der Kelchblätter auf 6 oder 7 steigt, die Blüte, wie bei *Adonis vernalis*, durchaus azyklisch ist.

Bei *Trollius* ist wenigstens der äußere fünfzählige Kreis beibehalten. Häufig alterniert mit diesem ersten noch der zweite oder sogar mit diesem wieder der dritte fünfzählige Kreis, aber gewöhnlich folgen nach dem ersten Kreise schon mehrere Blättchen in der Spirale, die weiter in die Spirale der schmalen, braungelben Blättchen fortschreitet und endlich mit Staub- und Fruchtblättern abschließt.

Bei *Caltha palustris* wird die Blüte azyklisch, wenn mehrere, zum Beispiel 7—12, Perigonblätter entwickelt sind.

Die Blüte bei *Paeonia* dürfen wir auch für durchweg azyklisch halten, wenn die Zahl der Kronblätter größer ist als 5, wenn Übergangsformen zwischen Hoch- und Kelchblättern vorhanden und wenn dieselben nicht in derselben Höhe am Stiele inseriert sind, denn in diesem Falle können wir den Kelch nicht für einen geschlossenen Quirl ansehen.

Wenn wir noch einmal überblicken, wo bei den Ranunculaceen die Azyklie vorkommt, so gelangen wir zu der Erkenntnis, daß es wieder die meisten Gattungen sind, bei denen solche Verhältnisse vorkommen. Wenn wir die azyklische Blüte für eine urspünglichere als die hemizyklische oder sogar als eine euzyklische halten, so müssen wir annehmen, daß dieses Zurückkehren zur Azyklie eine atavistische Erscheinung ist.

7. Die Neigung zur Euzyklie. Dieses Kapitel hat für uns eine besondere Wichtigkeit, denn es handelt sich um den Beweis, daß in der Familie der Ranunculaceen wirklich eine solche Nei-

gung vorhanden und daß diese Tendenz eine progressive Erscheinung ist.

Wir haben in dem vorangehenden Kapitel gezeigt, daß bei *Anemone* und *Hepatica* die Blüte azyklisch wird, wenn mehr Perigonblätter als 6 entwickelt sind, aber wir haben weiter gezeigt, daß diese Azyklie besonders bei 7, 9, 11 Perigonblättern, also bei einer ungeraden Zahl der Perigonblätter in die Erscheinung tritt. Es gilt jetzt noch die Frage zu beantworten, was dann geschieht, wenn die Zahl derselben eine gerade ist, also wenn 8, 10 oder 12 Perigonblätter entwickelt sind. Auf diese Frage müssen wir antworten, daß auch dann in einigen Fällen die Blüte azyklisch bleibt, aber das geschieht nicht immer. Wir können häufig sehen, wenn 8 Perigonblätter entwickelt sind, daß sie 2 vierzählige und alternierende Quirle bilden. Ebenso bilden sie, wenn 10 oder sogar 12 vorhanden sind, bisweilen 2 fünfzählige oder sechszählige Quirle. Wir können dies, wie bei *Hepatica triloba,* ebenso auch bei *Anemone nemorosa* beobachten. Sehr interessant ist diese Erscheinung, wenn 8 Perigonblätter in 2 Quirlen und 4 Involukralblätter oder 10 Perigonblätter in 2 Quirlen und 5 Involukralblätter entwickelt sind. Die Involukralblätter nehmen dann eine derartige Stellung ein, daß sie mit den Perigonblättern des äußeren Quirls abwechseln. Dann haben wir 3 vierzählige, eventuell fünfzählige Quirle, deren Glieder durchweg wechselseitig alternieren. (Fig. 1.)

Besonders interessant und wichtig sind für uns jene Fälle, wo das in 2 Quirlen entwickelte Perigon das Bestreben zeigt, sich in 2, durch ihre Färbung unterschiedene Quirle zu zerteilen. Einen solchen Fall beschreibt Th. Irmisch (Bot. Zeitung VI. p. 217). Dieser Forscher hat mehrere Individuen der *Anemone nemorosa* gefunden, die Perigonblätter hatten, welche weit kürzer waren als Perigonblätter von normaler Länge. Dabei waren 2 dreizählige Quirle differenziert: der äußere bestand aus Blättern, die um $^1/_3$ kürzer waren als die 3 des inneren Quirls. Die äußeren waren auch dunkler gefärbt, bedeutend breiter, herzförmig, und in eine kurze Spitze ausgezogen, während die 3 inneren blässer waren und dieselbe Gestalt hatten, wie die normalen Blätter dieser Blume. Die Staub- und Fruchtblätter waren ganz normal entwickelt. Irmisch sagt, daß hier eine deutliche Differenzierung zweier Perigon-Kreise, des Kelchs und der Krone, sowohl was die Farbe, als auch, was die Gestalt betrifft, vorhanden ist. Schließlich bemerkt er, daß sich diese Erscheinung nicht als zufällige Monstrosität auslegen läßt, sondern daß sich hier die Verwandtschaft mit den Gattungen *Ranunculus* und *Adonis* äußert, da hier eine merkwürdige Nachahmung des Kelchs und der Krone jener Pflanzen wahrzunehmen ist. Es wäre gewiß interessant, die Nachkommenschaft solcher Pflanzen verfolgen und feststellen zu können, wie weit diese Differenzierung zweier Quirle konstant ist. Wir erblicken darin die wirkliche Tendenz zur Differenzierung des Kelchs und der Krone, denn solche Fälle sind nicht vereinzelt.

Eine ähnliche Erscheinung hat auch Velenovský an *Anemone nemorosa* beobachtet. Mit drei ganz normalen inneren Peri-

gonblättern wechselten 3 äußere ab, deren Länge nur die Hälfte der normalen war und die auch eine andere Form hatten und grün gefärbt waren. Also eine noch deutlichere Differenzierung des Kelchs und der Krone (Fig. 14, *a*). — Ich selbst habe einen sehr ähnlichen Fall gefunden, nur waren jene kürzeren, äußeren Blättchen nicht grün, sondern nur dunkler gefärbt als die inneren und oben herzförmig ausgeschnitten (Fig. 14, *b*). Einen anderen hierher gehörenden Zufall hat Velenovský auch bei *Anemone nemorosa* gefunden. Es waren 12 Perigonblätter entwickelt, hierbei aber waren die 6 äußeren ein wenig breiter, kürzer und dunkler gefärbt, die 6 inneren länger und schmäler. — Es ist interessant, daß wir hier bei *Anemone* eine Neigung zur Differenzierung zweier Blütenhüllen, des Kelchs und der Krone finden, aber in der Weise, daß sich diese Neigung auf 2 verschiedene Arten äußern kann, indem sich einmal 2 dreizählige Quirle, ein andermal 2 sechszählige differenzieren.

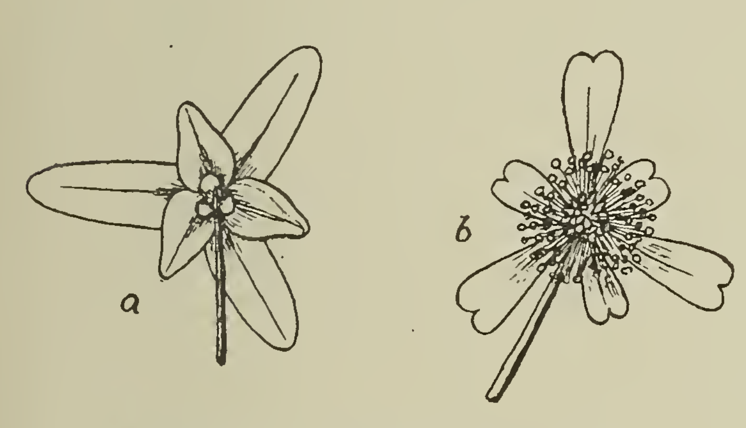


Fig. 14. *Anemone nemorosa*. Zwei Blüten mit differenzierten Perigonquirlen, einem äußeren und einem inneren.



Fig. 15. *Anemone blanda*. Diagramm einer Blüte mit 2 achtzähligen Perigonquirlen.

Bei *A. blanda* ist gewöhnlich eine bedeutende Zahl (15—20) von Perigonblättern vorhanden. Sehr häufig kommen auch 16 vor, die in 2 achtzähligen Quirlen stehen, wobei die Blätter beider Quirle wechselseitig alternieren. Beide Quirle sind manchmal auch durch die Farbe differenziert, die äußeren Blättchen sind blaß, die inneren dunkler (Fig. 15).

Bei der Gattung *Ranunculus* sind gewöhnlich Kelch und Krone als fünfzählige Quirle differenziert. Es ist interessant, daß diese Gattung, bei der schon der Kelch und die Krone differenziert sind und die Zahl 5 ziemlich konstant bleibt, von allen Gattungen der Familie am meisten verzweigt ist, die größte Zahl der Arten enthält und in allen Teilen der Erde lebt. Sie stellt uns gewiß die modernste und des Lebens fähigste Gattung dar.

Wenn wir aber die Meinung verteidigen wollten, daß die Entwicklung der Blüten in der phylogenetischen Reihe von Azyklie zur Hemizyklie und Euzyklie fortschreitet, so müßten wir wenigstens einige Anläufe zum weiteren Grade der Euzyklie haben. Wir haben wirklich solche Anläufe, da eine derartige Tendenz teils bei

einigen Arten der eigentlichen Gattung *Ranunculus,* teils bei den verwandten Gattungen *Myosurus* und *Ceratocephalus* in deren Blüten vorhanden ist. Da der Kelch und die Krone schon zyklisch sind, so muß der weitere Grad der Euzyklie die Zahl und Stellung der Staubblätter betreffen. — Es sind einige brasilianische Arten der Gattung *Ranunculus,* welche eine geringe Zahl der Staubblätter aufweisen: *R. apiifolius* hat höchstens 10 Staubblätter, aber bisweilen auch nur 6, *R. bonariensis* hat in kleineren Blüten nur 4—12 Staubblätter, *R. sessiliflorus* Eichl. und *R. flagelliformis* Smith. haben gar nur 5, höchstens 6 Staubblätter (Fig. 16). Wenn 5 Staubblätter entwickelt sind, so stehen sie wahrscheinlich in den Lücken zwischen den Petalen, so daß wir schon hier drei Blütenformationen haben: den Kelch, die Krone und die Staubblätter, die uns geschlossene, fünfzählige Quirle vorstellen, deren Blätter durchaus wechselseitig alternieren, wie wir es bei den meisten Blüten anderer Pflanzen sehen. Die Spirale ist also in 3 Quirle zerfallen und nur in den Karpellen beibehalten. — Es nimmt mich Wunder, daß Eichler, welcher die Ranunculaceen in Martins Flora Brasiliensis XIII. 1 bearbeitete, die geringe Zahl der Staubblätter bei den erwähnten Arten nicht aufgefallen ist; er hätte sonst wohl in seinem diagrammatischen Werke davon Erwähnung getan, zumal der betreffende Teil der Flora Brasiliens früher als sein Hauptwerk erschienen war.



Fig. 16.
Blüte von *Ranunculus flagelliformis* (nach Eichler).

Die Zahl der Staubblätter sollte bei allen Arten der Gattung *Ranunculus* sichergestellt und dabei auch eine möglichst große Anzahl von Individuen jeder Art der Untersuchung unterzogen werden. Ich denke, daß auch noch bei anderen Arten eine kleine Anzahl von Staubblättern konstatiert werden könnte. Ich selbst hatte nur Gelegenheit, außer unseren einheimischen Arten zumeist getrocknetes Blütenmaterial anderer Arten zu untersuchen; aber an Exsiccaten ist es manchmal sehr schwer, die genaue Zahl der Staubblätter festzustellen.

Auch bei der Gattung *Myosurus* ist die Zahl der Staubblätter gering; sie schwankt zwischen 6 und 10. Besonders interessant sind Fälle, wo 5 Kelchblätter, 5 Nektarien und dabei auch 5 oder 6 Staubblätter entwickelt sind. Die Euzyklie ist hier also bis zu den Karpellen durchgeführt.

Bei *Ceratocephalus* ist die Zahl der Staubblätter durchschnittlich noch kleiner als bei *Myosurus;* es kommt hier häufig die Zahl 6 vor. Leider hatte ich nicht Gelegenheit, eine größere Zahl von lebenden Blüten untersuchen zu können, da diese Pflanze aus der Umgegend Prags schon fast gänzlich verschwunden zu sein scheint, obgleich sie früher an 2 oder 3 Standorten reichlich zu finden war. Meiner Meinung nach könnten bei einer größeren Zahl von Blüten Fälle gefunden werden, bei denen 5 Staubblätter entwickelt wären, so daß dann wieder 3 fünfzählige Quirle, nämlich Kelch, Krone

und Staubblätter vorhanden wären. In dieser Richtung müssen wir unsere Beobachtungen also noch erweitern.

Bei anderen Gattungen ist die Neigung zur Euzyklie nicht mehr so bemerkenswert und für uns wichtig, wie bei *Anemone, Ranunculus, Myosurus* und *Ceratocephalus*. Dennoch müssen wir aber einige Fälle erwähnen, die bei *Adonis aestivalis* vorkommen, wo nicht 8 Kronblätter, sondern nur 5 entwickelt sind, die mit den 5 Kelchblättern abwechseln. Dieser Fall kommt auf den Nebenachsen ziemlich häufig vor, während die Krone der Blüte auf der Hauptachse immer achtzählig ist. Im Sinne des Fortschrittes von der Hemizyklie zur Euzyklie ist dies wohl eine progressive Erscheinung.

Die Gattungen *Aquilegia* und *Xanthorhiza* fallen dadurch auf, daß bloß bei ihnen in der ganzen Familie durchaus euzyklische Blüten vorkommen. Bei beiden Gattungen ist je 1 Kelch- und je 1 Kronenquirl entwickelt. Dann folgt bei *Xanthorhiza* 1 Quirl (oder auch 2) von Staubblättern, und bei *Aquilegia* treten gar 10 Quirle von Staubblättern auf, wenn wir auch die Staminodien hinzuzählen. Die Quirle sind bei beiden Gattungen durchweg fünfzählig. Auch die Karpelle bilden bei ihnen normalerweise einen fünfzähligen Quirl, obgleich bisweilen auch der zweite fünfzählige Quirl auftritt. Es ist hier also (besonders bei *Aquilegia*) in den Staubblättern, eventuell auch in den Fruchtblättern, die Polyzyklie erhalten, wobei zugleich Euzyklie entwickelt ist. — Ein solches Diagramm sehen wir auch bei der Familie der Berberidaceen, wo jedoch die Polyzyklie auch in den Blütenhüllen zur Entwicklung gelangt ist.

Auch bei *Helleborus foetidus* kann die Zahl der Nektarien wie bei *Adonis* die Zahl der Kronblätter bis auf 5 herabsinken, wobei wieder die Nektarien mit den Kelchblättern abwechseln. Auch hier kann also die Hemizyklie um einen Kreis weiter fortschreiten.

Hiermit hätten wir also alle Punkte erschöpft, die wir oben vorangestellt haben, und wollen wir nun einen Überblick über die festgestellten Ergebnisse unserer Untersuchungen geben, sowie die Konsequenzen daraus ableiten.

Zunächst haben wir gezeigt, daß die Familie der Ranunculaceen infolge der Eigentümlichkeiten ihres Blütendiagramms eine besondere Stellung im Systeme der Phanerogamen einnimmt und daß bei ihr wirklich das Diagramm sehr labil ist, weshalb uns dasselbe am besten zeigen kann, wie und in welcher Richtung die Entwicklung des Blütendiagramms stattfindet.

Das bemerkenswerteste Faktum ist die außerordentlich große Variabilität des Blütendiagramms, die nicht nur bei den einzelnen Gattungen und Arten der ganzen Familie vorkommt, sondern auch bei Individuen derselben Art auftritt.

Diese Variabilität äußert sich nicht nur durch bloße Veränderlichkeit der Zahlen aller Blütenteile, sondern auch im Abwechseln des ganzen Typus der Blüten. Wir haben gezeigt, daß zum Beispiel die Blüten von *Ranunculus acris* gewöhnlich einen

hemizyklischen Typus haben, dann aber bisweilen auch Fälle vorkommen, wo die Blüte azyklisch ist. Diese Übergänge von der Azyklie zur Hemizyklie sind überhaupt häufig. Aber am interessantesten ist es, daß wir eine ganze Stufenleiter von azyklischen bis zu vollkommen euzyklischen Blüten zusammenstellen können. Eichler gibt in seinem diagrammatischen Werke zwar eine solche Stufenleiter, aber er hat die sogenannten abnormalen Fälle (die aber wohl nicht abnormal genannt werden sollten, da sie so häufig vorkommen) nicht eingereiht. Wir schließen hier eine solche Stufenreihe an, in welcher wir auch die selteneren Fälle und die Arten mit einfachem Perigon in Berücksichtigung ziehen. Diese letzteren hat nämlich Eichler auch nicht in seine Übersicht aufgenommen.

I. Euzyklische Blüten: das ist, alle Quirle sind geschlossen und ihre Glieder wechselseitig alternierend: *Xanthorhiza, Aquilegia,* bisweilen auch *Eranthis* (wenn die Divergenz der Staubblätter und der Karpelle $^{2}/_{10}$ oder $^{3}/_{12}$ ist).

II. Hemizyklische Blüten. Man kann da drei Fälle unterscheiden: 1) Das Perigon ist nur in einem Quirl entwickelt. 2) Das Perigon ist in 2 Quirlen entwickelt, wobei dann: a) beide Quirle gleichgestaltet oder b) die Quirle in Kelch und Krone differenziert sein können. 3) Das Perigon ist durchaus zyklisch, ebenso sind es die Staubblätter, welche in dem mit den vorangehenden Perigon- respektive Kronblättern, alternierenden Quirl stehen. Dieser letztere Fall steht der Euzyklie am nächsten, wir müssen ihn deshalb für einen weitest fortgeschrittenen halten. Deshalb reihen wir ihn an erster Stelle ein.

1. Das Perigon und die Staubblätter sind zyklisch: Hierher gehören einige brasilianische Arten der Gattung *Ranunculus,* besonders *R. sessiliflorus* und *R. flagelliformis,* bisweilen auch die Arten der Gattungen *Ceratocephalus* und *Myosurus.*

2. Das Perigon steht in 2 Quirlen. a) Beide Quirle sind gleichförmig gestaltet. Hierher gehören Arten der Gattungen *Anemone, Hepatica* und *Pulsatilla,* wenn sie 2×3, 2×4, 2×5 oder 2×8 Perigonblätter haben; dann Arten der Gattungen *Thalictrum, Actaea* und *Clematis,* die 4 Perigonblätter haben, welche wir für 2 zweizählige und alternierende Quirle halten müssen.

b) Beide Quirle sind durch Form und Farbe differenziert, also ein deutlich einkreisiger Kelch und eine deutlich einkreisige Krone. Hier müssen wir zuerst jene Fälle bei *Anemone nemorosa* einreihen, wo beide Quirle des Perigons durch Gestalt und Farbe differenziert sind, es mögen 6 oder 12 entwickelt sein. Hierher gehören dann die meisten Arten der Ranunculaceen, also eine ganze Reihe von Arten der Gattungen *Ranunculus, Myosurus, Ceratocephalus, Batrachium, Ficaria, Adonis, Eranthis, Helleborus, Isopyrum, Nigella, Trollius, Cimicifuga, Actaea* (wenn dieselbe Anzahl der Petalen wie der Sepalen entwickelt ist), *Paeonia, Delphinium* (Sekt. *Consolida*).

3. Ein einziger Quirl des Perigons. Hierher gehören

Arten der Gattung *Anemone,* wenn 5 Perigonblätter entwickelt sind, *Thalictrum* mit derselben Zahl der Perigonblätter, *Caltha.*

III. Durchaus azyklische Blüten. Hierher gehören einige Fälle bei den Gattungen *Anemone, Hepatica, Ranunculus* (wenn eine größere, aber nicht die gleiche Anzahl der Petalen und Sepalen entwickelt ist), *Adonis vernalis, Delphinium* (Sekt. *Staphisagria), Eranthis* (wenn mehrere Sepalen vorhanden sind), *Nigella, Trollius, Caltha* (durchweg wenn eine größere Anzahl der Perigonblätter entwickelt ist), *Paeonia* (wenn sie mehr als 5 Petalen besitzt). Hierher zählen wir auch bei vielen Ranunculaceen häufig vorkommende gefüllte Blüten.

Eine andere Frage ist, welcher Zustand der ursprüngliche ist und in welcher Richtung die Entwicklung vor sich geht, ob sie von der Azyklie zur Euzyklie oder umgekehrt von der Euzyklie zur Azyklie führt. Die Azyklie ohne weiteres beweislos als ursprünglich zu erklären, geht doch wohl nicht an; alle dafür sprechenden Beweise aber hier anzuführen, würde zu weit führen und verweisen wir deshalb in dieser Beziehung auf die umständliche Beweisführung im III. Teil der Vergleichenden Morphologie von Velenovský. Hier fassen wir nur ganz summarisch die Beweise zusammen, warum wir die azyklischen Blüten bei den Ranunculaceen und überhaupt bei den Angiospermen für ursprünglich halten. — Alle Gymnospermen haben azyklische Blüten, während die meisten Angiospermen zyklische Blüten besitzen. Die Gymnospermen sind ein älterer Typus als die Angiospermen. Die Familie der Magnoliaceen, welche mit den Ranunculaceen verwandt ist, weist durchweg azyklische Blüten auf. Die Magnoliaceen sind aber ausnahmslos holzige Typen und wachsen in den Tropen oder Subtropen, während die Ranunculaceen nur Kräuter sind und in der gemäßigten Zone ihre Heimat haben. Wie bekannt, müssen wir die holzigen, tropischen Typen für ursprünglicher als die krautigen der gemäßigten Zonen halten, denn in den älteren geologischen Perioden waren diese holzigen Typen weit nördlicher verbreitet und erst aus ihnen haben sich die krautigen Typen entwickelt. Deshalb können wir die Magnoliaceen für eine Mutterfamilie der Ranunculaceen ansehen. Damit stimmen auch die palaeontologischen Funde überein, denn sie belehren uns, daß die Magnoliaceen wirklich ein uralter Typus sind. Es ist interessant, daß wir auch bei den Magnoliaceen manchmal Anläufe zur Hemizyklie finden. So z. B. bilden bei *Illicium floridanum* die Staubblätter 3 dreizehnzählige, bei *I. religiosum* 2 achtzählige Quirle.

Einen Beweis für die Ansicht, daß azyklische Blüten bei den Ranunculaceen ursprünglich vorhanden waren, bieten uns auch vergrünte und gefüllte Blüten, die gewöhnlich vollständig azyklisch sind. — Schließlich können wir noch erwähnen, daß bei der modernsten und am reichlichsten gegliederten Art, *Ranunculus,* die Hemizyklie konstant geworden ist und ziemlich selten verkehrt auftritt.

Den ursprünglichen Typus der Ranunculaceenblüte stellt uns die Blüte der monotypischen Gattung *Calycanthus* vor, die durch-

weg azyklisch ist; die Spirale schreitet hier von den Hochblättern durch die petaloid gefärbten Perigonblätter zu den Staubblättern und endlich zu den Fruchtblättern ununterbrochen fort. — Andererseits macht sich ein davon verschiedener Typus geltend, der durch ausnahmslos zyklische Blüten mit einer fixen und gleichen Anzahl von Gliedern in Quirlen charakterisiert ist, wobei die Glieder dieser Quirle auch alternieren.

Neben dieser Umwandlung der azyklischen Blüte in die hemizyklische und euzyklische können wir eine parallele Umwandlung der Polyzyklie und Polymerie in Oligomerie und Oligozyklie beobachten. In einer azyklischen Blüte, wie sie sich uns zum Beispiel in der Blüte der Gattung *Calycanthus* vorstellt, ist die Polymerie auch vorhanden, denn die Spirale besteht hier aus vielen Perigon-, Staub- und Fruchtblättern. Als eine weitere Stufe können wir die hemizyklischen Blüten ansehen, wobei aber die Quirle aus mehreren Gliedern bestehen. Ein Beispiel dazu bieten uns die oben erwähnten Blüten bei der Gattung *Illicium* oder die Blüten von *Anemone blanda* und *Adonis vernalis,* wenn die Krone aus 2 achtzähligen Quirlen besteht.

Auf einer weiteren Stufe stehen oligomerische, aber polyzyklische Blüten. Ein Beispiel bietet uns da die Gattung *Aquilegia,* wo die Zahl 5 schon konstant geworden ist, aber die Blütenteile, besonders die Staubblätter in einer größeren Anzahl von Quirlen zur Entwickelung gelangten. — Zugleich sehen wir, daß auch die Zahl der Fruchtblätter auf 5 gesunken ist, obgleich hier bisweilen eine größere Zahl von Fruchtblättern — manchmal bis 10 — vorkommt. Wenn 2 Quirle der Fruchtblätter entwickelt sind, so ist das eigentlich eine atavistische Erscheinung, eine Rückkehr zur älteren Polyzyklie. — Solche oligomerische Polymerien sehen wir konsequent in der Familie der Berberidaceen, die den Ranunculaceen ziemlich nahe verwandt und wahrscheinlich aus einer ursprünglichen Gruppe als eine euzyklische, den Ranunculaceen parallele Familie entstanden ist.

Eine weitere und zwar die letzte Stufe in dieser Entwickelung bildet die oligomerische Oligozyklie, deren Beispiel wir in der Familie der Ranunculaceen überhaupt nicht finden, sondern nur eine Annäherung, und zwar eben bei jenen brasilianischen Arten der Gattung *Ranunculus (R. sessiliflorus* und *R. flagelliformis),* bei denen nur einige überzählige Karpelle die oligomerische, pentamerische Euzyklie stören. Solche pentamerische euzyklische Blüten müssen wir als das Ziel der Planentwicklung der Ranunculaceenblüte ansehen.

Die Stufenreihe beginnt also mit der polymerischen Azyklie, dann folgt die polymerische Hemizyklie, weiter die oligomerische Hemizyklie, oligomerische Polyeuzyklie und schließlich die oligomerische Oligozyklie, speziell zum Beispiel die pentamerische Euzyklie, das heißt eine Blüte mit 5 Kelchblättern, 5 Kronblättern, 5 Staubblättern und 5 Karpellen, wobei die Glieder aller Quirle wechselseitig alternieren, Petalen mit Sepalen, Staubblätter mit

Petalen und Karpelle mit Staubblättern, so daß die Karpelle hinter den Sepalen zu stehen kommen.

Bei dieser Umwandlung der Polymerie und Azyklie in Oligomerie und Euzyklie kommt dann noch eine weitere Erscheinung vor, nämlich die Differenzierung zweier, durch Farbe und Gestalt sich unterscheidender Blütenhüllen, des Kelchs und der Krone. Diese Entwickelung können wir auch bei den Ranunculaceen verfolgen: Bei den eigentlichen Ranunculeen sind Kelch und Krone differenziert, es mag nun die Krone in Gestalt wirklicher Petalen oder in Gestalt von Nektarien entwickelt sein, während bei den Anemoneen und Clematideen eine noch nicht differenzierte Blütenhülle vorhanden ist.

Wir haben aber gezeigt, daß das Blütendiagramm der Ranunculaceen wirklich bemerkenswert ist, denn wir finden hier Zustände, die in der allmählich fortschreitenden Entwicklung sicher ursprünglicher sind, als wir sie bei anderen Angiospermen finden, und daß hier das Blütendiagramm wirklich zu einem bestimmten Ziele in der Entwickelung begriffen ist, während es bei den meisten Familien der Angiospermen schon fertig ist und keinen Veränderungen mehr unterliegt.

Es wäre interessant und lehrreich, die im Diagramme der Ranunculaceen vorkommenden Erscheinungen mit jenen in der Familie der Rosaceen (im weiteren Sinne) zu vergleichen, denn das Blütendiagramm der Rosaceen ist ebenfalls ziemlich variabel.

Über die Beziehungen zwischen der Stärketransformation der Holzgewächse in der Winterperiode und ihrem Gehalt an sogenanntem Gerbstoff.

Von

August Renvall

in Enare, Finland.

Ohne einen bestimmten Grund dafür anzugeben, hält es Fischer[1]) für wünschenswert, die „Gerbstoffe“ bei den Untersuchungen über die Stärketransformation heranzuziehen, und in einer Abhandlung über die winterliche Stärkeumwandlung weist auch Petersen[2]) auf die Möglichkeit hin, daß die Gerbstoffe irgendwie an dem genannten Prozesse beteiligt seien. Seine mikrochemischen Untersuchungen haben aber, wie er selbst hervorhebt, zu keinerlei endgültigen Resultaten geführt, und auch in Einzelfällen haben sich keine bestimmten gegenseitigen Beziehungen zwischen der „Gerbsäure“ und der Stärke im Bezug auf ihr periodisches Auftreten herausgestellt. Um in diese Frage einigermaßen Klarheit zu schaffen, habe ich Petersens etwas fragmentarische Beobachtungen mit einer Reihe von kombinierten Bestimmungen des Gehaltes einiger Holzgewächse an Stärke und durch Kaliumbichromat — in einigen Fällen auch $FeCl_3$ und Methylenblau — färbbare Substanzen („Gerbstoffe“) während der Winterperiode zu vervollständigen versucht. Ehe ich aber zu einer Darstellung der Schlüsse schreite, die man auf Grund dieser machen konnte, will ich ganz kurz einen Überblick der Ansichten, die man über die Beziehungen zwischen Kohlenhydraten und Gerbstoffen überhaupt aus der botanischen und chemischen Literatur entnehmen kann, geben, und ganz besonders solche Tatsachen berücksichtigen, die sich auf periodische Schwankungen des Gerbstoffgehaltes bei den Holzgewächsen beziehen.

---

[1]) Fischer, Beitr. z. Phys. d. Holzgew. (Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XXII.)
[2]) Petersen, Overs. danske Vid. Selsk. Forh. 1896.

Um die vonseiten der Botaniker angeführten Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Gerbstoffen und Kohlenhydraten recht beurteilen zu können, ist es ganz außerordentlich notwendig zu präzisieren, was unter dem Begriff „Gerbstoffe" eigentlich zu verstehen ist. In der bisherigen botanischen Literatur werden alle solche Stoffe, die sich in ihrem Verhalten zu einigen Reagenzien, unter denen die gewöhnlichsten die Eisensalze oder das Kaliumbichromat sind, ähnlich verhalten, als Gerbstoffe bezeichnet. Wie wenig sich aber dieser Begriff mit dem chemischen vereinigen läßt, geht aus der chemischen Literatur[1]) sehr deutlich hervor. Reinitzer[2]) äußert sich, aber ohne Erfolg, ganz entschieden in dieser Richtung: „Der Gedanke einer allgemeinen, für alle sogenannten Gerbstoffe geltenden Beziehung derselben zum Stoffwechsel der Pflanzen wird einer tieferen Erkenntnis weichen müssen und es wäre sehr zu wünschen, daß die allgemeine Bezeichnung Gerbstoffe und Gerbsäuren sowohl aus der Pflanzenchemie und Physiologie, als aus der reinen Chemie verbannt und auf die technische Chemie und die Praxis, aus der sie gekommen, beschränkt würde." Seitdem hat die chemische Untersuchung der Gerbstoffe nur kleine Fortschritte gemacht und nur die wenigsten hierhergehörigen Stoffe sind isoliert worden, ihre Zusammensetzung bestimmt und ihre Konstitution teilweise klargelegt. Obwohl hiermit noch nicht die nötigen Voraussetzungen einer einheitlichen Klassifikation dieser Stoffe gegeben sind, so scheinen sie doch nach Euler[3]) eine chemisch begrenzte und natürliche Gruppe zu bilden, die aus Phenolsäuren abgeleitet werden kann und die sich, aber nur zum Teil, durch verschiedene gemeinsame Reaktionen kennzeichnet, unter welchen die Fällbarkeit durch Eiweißstoffe und die leichte Oxydierbarkeit durch freien Sauerstoff oder mittelst Oxydasen zu den sogenannten Phlobaphenen physiologisch wichtig sind. Von den Gerbstoffen können, wie es mir scheint, nur die glukosehaltigen Glukotannoiden oder Gerbstoffglukosiden für die vorliegende Aufgabe ein höheres Interesse beanspruchen. Es ist aber bei den bisherigen botanischen Untersuchungen gar keine Rücksicht im Sinne der Unterscheidung der verschiedenartigen Gerbstoffe genommen und mit den derzeit zugänglichen analytischen Methoden ist eine solche auch schwerlich oder gar nicht ausführbar. Man ist demnach hauptsächlich auf die Leistungen der mikrochemischen und einiger quantitativer Nachweise hingewiesen, die aber, wie öfters gezeigt worden ist und wie es z. B. besonders Lidforß[4]) nachgewiesen hat, großer Unsicherheit unterliegen, da durch die Reagenzien auch zahlreiche andere Substanzen in der Zelle mitgerissen werden und andererseits einige Stoffe dieser Gruppe mit denselben nachweislich nicht Reaktion

---

[1]) Beilstein, Handb. d. organ. Chemie. III. p. 432. — Braemer, Les tannoïdes. (Faculté de Méd. et de Pharm. de Lyon. Sér. I. No. 8; zit. nach Lidforß, l. c.)

[2]) Reinitzer, Ber. D. bot. Ges. VII. p. 187.

[3]) Euler, Växtkemi. 1907—08.

[4]) Lidforß, Üb. d. Wirkungssphäre d. Glukose u. d. Gerbstoffreagenzien. (Lunds Univ. Årsskr. XXVIII. 1892.)

geben. Da die Vieldeutigkeit der Reaktionen nicht in Betracht gezogen ist, so muß man verständlicherweise die Resultate der vorgenommenen Untersuchungen mit größter Vorsicht aufnehmen und sich nicht von den darauf sich stützenden, einander widersprechenden Hypothesen über die physiologische Bedeutung der Gerbstoffe und ihre Stellung in den stofflichen Umwandlungen beeinflussen lassen. Diese hypothetischen Anschauungen mögen deswegen nur mit einigen Worten dahingestellt werden.

Einige Forscher[1]) sehen in den Gerbstoffen nur Excrete und Pfeffers[2]) Versuch, die Gerbsäure in lebenden Zellen mittelst Anilinfarbstoffen auszufällen, wobei keine regulatorische Neubildung von Gerbstoff zu bemerken war und keine Krankheitserscheinungen folgten, sowie auch Aschoffs[3]) Befund, daß kein Gerbstoff bei Kultur von *Phaseolus* in chlorfreier Nahrungslösung gebildet wird, deuten auf die Entbehrlichkeit dieser Stoffe hin.

Andere[4]) teilen ihnen den Rang von Reservestoffen weittragender Bedeutung zu und Hartig[5]) vergleicht die Rolle der Gerbstoffe, zum Teil dazu veranlaßt durch die Entdeckung Streckers[6]), daß mehrere Gerbstoffe beim Kochen mit Säuren Zucker abspalten, sogar mit der von den Kohlenhydraten, aus denen sie sich nach Schell[7]) und Mayen[8]) bilden und in welche sie nach Schulz[9]) und Gublers[10]) Annahme übergehen können.[11])

Diese Anschauungen sind in neuerer Zeit in der Weise vereinigt, daß man in dem Gerbstoff zwar Schlußprodukte der Stoffumwandlungen sieht, die aber teilweise oder unter gewissen Bedingungen wieder in den Nahrungskreislauf eingezogen werden können[12]), wobei es von Interesse ist zu erwähnen, daß u. A.

---

[1]) Z. B.: Schleiden, Grundz. I. p. 200. — Sachs, Zur Keimungsgesch. d. Dattel. (Bot. Ztg. 1862. p. 242.) — Ders., Vorlesungen. p. 396. — Kraus, Grundl. z. Phys. d. Gerbst. — Schroeder, Landw. Versuchsstat. XIV. p. 118. — Gardiner, Proc. Cambr. Soc. Vol. IV. — Chatin, Bull. soc. bot. de France. T. XI. p. 181—182. — Gerber, Compt. Rend. T. 124.

[2]) Pfeffer, Unters. bot. Inst. Tübingen. II. 1886. p. 197.

[3]) Aschoff, Landw. Jahrb. XIX. 1890. p. 127.

[4]) Sanio, Bot. Ztg. Bd. 18. 1860. p. 193. — Karsten, zit. bei Sanio, l. c. p. 214. — Wigand, Bot. Ztg. 1862. p. 121. — Oser, Sitzber. Akad. Wien. 1875. — Kutscher, Flora. 1883. — Moeller, Weitere Mitt. 1887. — Ders., Ber. D. Bot. Ges. 1888. p. LXVI. — Schulz, Flora. 1888.

[5]) Hartig, Entwicklungsgesch. d. Pflanzenkeimes. 1858. p. 102. — Ders., Bot. Ztg. 1865. p. 237. — Ders., Üb. d. Gerbst. d. Eiche. Stuttgart (Cotta) 1869. p. 18.

[6]) Strecker, Liebigs Ann. XC. 1854. p. 328.

[7]) Schell, Bot. Jahresber. 1875. p. 872.

[8]) Mayen, zit. bei Schell. l. c.

[9]) Schulz, Flora. 1888.

[10]) Gubler, Bull. soc. bot. de France. T. XI; nach Gerber, C. Rend. CXXIV.

[11]) Geber (C. rend. l. c. 1897. p. 1106) erklärte dagegen das Verschwinden der Gerbsäure bei *Diospyros Kaki* durch vollständige Oxydation, da der Zuckergehalt tatsächlich nicht vergrößert wurde.

[12]) Schell, Phys. Rolle d. Gerbst. Kasan 1875; Ref. in Bot. Jahresber. 1875. p. 872. — Pfeffer, Unters. bot. Inst. Tübingen 1886. p. 197. — Ders., Pflanzenphys. Leipzig 1904. — Westermaier, Ber. D. bot. Ges. 1889. — Schulz, Flora. 1888. — Büsgen, Jena. 1889. — Gerber, C. rend. CXXIV. 1897. p. 1106.

Laroque[1]), Robiquet[2]) und Fernbach[3]) deren Zersetzung durch Enzyme ganz in analoger Weise, wie es dies bei den Kohlenhydraten geschieht, festgestellt haben, was z. B. den Schimmelpilzen ermöglicht, Gerbstoffe als Nahrungssubstrat zu verwenden.

In der gewaltigen Literatur über vorliegenden Gegenstand lassen sich aber auch in den wahrgenommenen Tatsachen zahlreiche Kontroversen nachweisen, die vielleicht in einigen Fällen auf die Anwendung verschiedener Untersuchungsmethoden, in der weitaus größeren Anzahl der Fälle aber auf noch unaufgeklärte Unregelmäßigkeiten in den Erscheinungen selbst zurückzuführen sind. Bei dieser Sachlage kann es dem Verständnis der Verwandtschaftsverhältnisse der Gerbstoffe mit den Kohlenhydraten natürlich nicht nützen anderes herbeizuziehen als das, was die vorliegende Aufgabe ganz nahe berührt.

Schon in dem Auftreten der Gerbstoffe bei der Kohlensäureassimilation treten uns Erscheinungen entgegen, die der Meinung verschiedener Autoren (siehe unten!) gemäß auf eine nahe Verwandtschaft mit den Kohlenhydraten deuten und dazu Anlaß gegeben haben, die Gerbstoffe geradezu als direkte Produkte der Chloroplastentätigkeit anzusehen.[4]) Es wurde bei erhöhter Belichtung eine Steigerung der Gerbstoffbildung nachgewiesen.[5]) Bei Sistieren der Kohlensäureassimilation wurde auch die Gerbstoffproduktion abgebrochen[6]), was darauf hindeute, daß die Bildung von Zucker und Gerbstoff irgendwie miteinander zusammenhängen. Durch reichlichere Zuckerzufuhr wird auch der Gerbstoffgehalt der Blätter erhöht[7]), was auch Overton[8]) für das glucosehaltige Anthokyan gefunden hat. Ohne das zu leugnen, muß man sich doch hüten, hierin irgendwelche Verwandtschaftsverhältnisse zu erblicken, da es ja bei unserer Kenntnis der allgemeinen Regulierungserscheinungen in der Nahrungsphysiologie der Pflanzen ebenso möglich erscheint, daß diese beiden Prozesse nur in ursächlichen Beziehungen zueinander stehen. Wird es doch ganz allgemein angenommen[9]), daß die Gerbstoffe durch Oxydationsprozesse entstehen; wenn diese, etwa durch Veränderungen in der Zuckerkonzentration, beeinflußt werden, so wäre die natürliche Folge davon, daß auch in der Bildung der Gerbstoffe ein entsprechender Wechsel sich sichtbar macht. Derselbe Einwand gilt für alle derartigen Erörterungen, bis es durch makrochemische

---

[1]) Laroque, Liebigs Ann. XXXIX. 1841. p. 97.
[2]) Robiquet, Ann. chim. phys. XXXIX. 1853. p. 453.
[3]) Fernbach, C. rend. CXXXI. 1900. p. 1214.
[4]) Westermaier, Phys. Bed. d. Gerbst. (Sitz. ber. d. Berl. Ak. 1887. I. p. 127.)
[5]) Westermaier, l. c. — Kraus, Grundl. — Büsgen, Beobacht. üb. d. Verhalt. d. Gerbst. Jena 1889.
[6]) Kraus, l. c.
[7]) Büsgen, Chem. Centralbl. 1894. I. p. 287.
[8]) Overton, nach Euler, Växtkemi. I. p. 226.
[9]) Sachs, in mehreren Veröffentlichungen. — Schroeder, Landw. Versuchsst. XIV. 1871. p. 146. — Dulk, Landw. Versuchsst. XVIII. 1875. p. 192. — Gardiner, Proc. Cambr. Phil. Soc. Vol. IV. Part. VI.

Analyse nach geeigneten Methoden außer Zweifel gebracht worden ist, daß ein Übergang der einen Gruppe von Stoffen in die andere in der Pflanze sich wirklich vollziehen kann, bezw. vollzieht. Mit Recht hebt auch Lippmann[1]) hervor, daß Kraus[2]), Westermaier[3]) und Reinitzer[4]) allerdings den in belichteten Blättern entstehenden Gerbstoffen keine einheitliche Rolle, ja überhaupt keinen nachweisbaren Zusammenhang mit den Kohlenhydraten zusprechen konnten.

Als gemeinsam für die Bildung der Gerbstoffe nennt Moeller[5]), daß sie nur dann und in den Geweben, wo eben Kohlenhydrate einwandern, nachgewiesen werden können, und auch Kutscher[6]) ist zu dem Schlusse gekommen, daß sie in jugendlichen Pflanzenteilen erst bei den Stätten energischer Neubildung entstehen, daß aber bei der Umwandlung fester Reservestoffe in wanderungsfähigen kein Gerbstoff gebildet wird. Im Gegensatz hierzu und auch zu den Beobachtungen Rulfs[7]) gibt Wigand[8]) an, daß Stärke und Gerbstoff in der einzelnen Zelle immer in einem bestimmten wechselseitigen Verhältnisse zueinander stehen, entweder so, daß der eine Stoff in dem Maße verschwindet, wie der andere in Menge zunimmt, oder daß bei nur einmaligem Wechsel der beiden Stoffe die sekundäre Stärke den primären Gerbstoff auslöst.

Die zahlreichen Angaben über das einander einigermaßen ausschließende Vorkommen von Stärke und Gerbstoffen in verschiedenen Zellen[9]) können, streng genommen, hier nicht verwertet werden, da es sich hier nur um die Beantwortung der Frage handelt, wie die Schwankungen dieser beiden Stoffe in derselben Zelle ineinandergreifen, doch scheinen sie nicht zugunsten der Annahme unmittelbarer Beziehungen zwischen Stärke und Gerbstoff zu sprechen.

Wie es schon aus dieser Auseinandersetzung hervorgehen dürfte, kann das, was auf dem Wege der Beobachtungen über die Bildungsweise der Gerbstoffe in den Pflanzen gewonnen ist, keine bestimmte Auffassung der genetischen Beziehungen zwischen diesen und den Kohlenhydraten begründen.[10])

---

[1]) Lippmann, Zuckerarten. 1895. p. 1040.

[2]) Kraus, Bot. Centralbl. 89. p. 435.

[3]) Westermaier, Bot. Centralbl. 87. p. 589.

[4]) Reinitzer, Ber. D. bot. Ges. 7. p. 187.

[5]) Moeller, Gerbst. b. d. Stoffw. (Mittl. naturw. Ver. f. Neu-Vorpommern. 1887.) — Ders. Anat. üb. d. Vork. d. Gerbst. (Ber. D. bot. Ges. 1888. p. LXVI.)

[6]) Kutscher, Flora. 1883. p. 33.

[7]) Rulf, Diss. Halle. 1884.

[8]) Wigand, Bot. Ztg. 1862.

[9]) Z. B.: Schulz, Flora. 1888. — Moeller, Ber. D. bot. Ges. 1888. — Wagner, Diss. Göttingen. 1887. — Kutscher, Flora. 1883. — Westermaier, ll. cc.

[10]) Ebensowenig ist dies möglich durch die Fülle der auf mikrochemische Nachweise sich stützenden Angaben über die wechselnden Mengenverhältnisse dieser Substanzen in den heranwachsenden Keimpflanzen und Jahrestrieben, wie sie z. B. bei folgenden Autoren zu finden sind: Berthold, Unters. z. Phys. d. pflanzl. Organisation. Leipzig. I. 1898; II. 1904. — Busse, Beitr. z. Kenntn.

Von größerer Tragweite sind in unserem Falle eine Betrachtung der Ergebnisse, die in Betreff der normalen, von der Temperatur nicht beeinflußten periodischen Schwankungen des Gerbstoffgehaltes in den ausgewachsenen Teilen der Holzgewächse gewonnen sind und der Vergleich dieser mit denen der Kohlenhydrate, besonders der Stärke.

In dieser Hinsicht muß ich auf das Verhalten der Blätter während der Jahresperiode ganz verzichten, da die Resultate keinerlei Regelmäßigkeiten aufweisen, und auch bezüglich der normalen Schwankungen des Gehaltes an Gerbstoffen in der Rinde und dem Holzkörper mögen nur einige einzelne Beispiele genannt werden, die vollständig genügen, um eine Vorstellung der großen Unsicherheit in den Angaben herbeizuführen. So konnte Kraus[1]) keine Änderung des Gerbstoffgehaltes zum Winter nachweisen, während Wigand[2]) bei den Holzgewächsen den größten Gehalt im Sommer fand, wogegen im Winter ein Gerbstoffminimum neben einem Stärkemaximum herrschte. Cooley[3]) teilt mit, daß *Prunus virginica* im Frühling mehr Gerbstoff führt als im Herbst und nach Oser[4]) wechselt der Gerbstoffgehalt der Eiche wieder in entgegengesetzter Weise, was er als Verbrauch zur Atmung deutet. Im Einklang hiermit fand auch Hartig[5]), daß der Gerbstoffgehalt der Eichenzweige mit der Hälfte von der Mitte des Winters bis zu Mai abnahm. Was hieraus hervorgeht, ist doch, daß normale Schwankungen des Gerbstoffgehaltes auch ohne Lösung der Reservestärke und ohne Temperaturerniedrigung vorkommen können, was dann die Beurteilung der bei der Stärketransformation etwa hervortretenden wechselseitigen Beziehungen noch mehr erschwert als die Unbekanntschaft der Bildungsbedingungen der Gerbstoffe und deren Verwandtschaftsverhältnisse mit den Kohlenhydraten an und für sich es schon machen konnte.

Außer Petersens (s. o.) erfolglosen Bemühungen, mit der winterlichen Stärkelösung parallel gehende Änderungen des Gerbstoffgehaltes aufzufinden, ist meines Wissens nur noch eine einzige diesbezügliche Angabe veröffentlicht, die von Schulz[6]) herrührt. Er beobachtete, daß in den Nadeln von *Pinus silvestris, Abies, Tsuga, Picea, Cedrus* und anderen Abietineen, in den Taxusnadeln und den Mahoniablättern der Gerbstoffgehalt in dem Maße heranwächst wie die Stärke im Winter gelöst wird, während die Gnetumblätter, die ihre Stärke unverändert beibehielten, keine größere Gerbstoffmengen im Winter führten. Ohne die Möglichkeiten einer periodischen Erhöhung des Gerbstoffgehaltes zu be-

---

d. Morph. u. Jahresper. d. Weißtanne. (Flora. 1893. p. 113). — Kutscher, Flora. 1883. — Müller, Diss. Halle 1888. — Schulz, Flora. 1888. — Kraus, Grundlinien 1889; Gerbstoffe 1884. — Petersen, Overs. over det danske Vid. Selsk. Forh. 1896. — Hämmerle, Ber. D. bot. Ges. 1901. u. A.

[1]) Kraus, Grundl.

[2]) Wigand, Bot. Ztg. 1862.

[3]) Cooley, The Journ. of Pharm. Vol. IV. 1897. No. 7.

[4]) Oser, Sitz. ber. Ak. Wien 1875.

[5]) Hartig, Üb. d. Gerbst. d. Eiche.

[6]) Schulz, Flora. 1888. p. 223.

rücksichtigen, die bei Gnetum auch nicht zum Vorschein kam, gelten wohl hier dieselben Bemerkungen, die bei der Erörterung der Gerbstoffbildung in den Blättern überhaupt erwähnt wurden. Der genannte Verfasser selbst, der doch im allgemeinen einen innigen Zusammenhang zwischen Gerbstoffen und Kohlenhydraten annimmt, erklärt auch vorsichtigerweise zu seinen doch sehr auffallenden Wahrnehmungen, daß dies entweder auf einen Übergang von Stärke in Gerbstoff beruht oder aber wird letzterer bei den erstgenannten Arten noch assimiliert und angehäuft bei Temperaturen, wo keine Stärke mehr gebildet wird.

Fassen wir die aus obiger Darstellung hervorgehenden Beziehungen zwischen Gerbstoff und Kohlenhydraten kurz zusammen und ziehen wir auch sonstige theoretische Eventualitäten in Betracht, so ergeben sich hauptsächlich folgende verschiedene Möglichkeiten eines Ineinandergreifens der winterlichen Stärkeumwandlung und etwaiger Veränderungen des Gerbstoffgehaltes in der Winterperiode.

Erstens: der aus der Stärke hervorgegangene Zucker geht einfach in Gerbstoff über und bei der Regeneration wird die Stärke daraus rückgebildet. Diese Anschauung, die sich unter den Botanikern doch vieler Zuneigung erfreut[1]), ist durch keine Tatsachen begründet. Lippmann[2]) hält es für sehr problematisch, daß es so sein könne, und dasselbe Urteil fällt er in Bezug auf Waages (l. c.) Erklärung des Verlaufes bei der Gerbstoffbildung aus Stärke; letztgenannter Verfasser hält es für wahrscheinlich, daß der Zucker im Zellsafte zu Phloroglucin kondensiert wird, wonach durch Aufnahme von CO_2 Carbonsäuren gebildet werden, die durch erneute Kondensation Gerbsäuren liefern. Auch ist in zahlreichen Fällen beobachtet worden, daß bei der Gerbstoffbildung keine entsprechende Abnahme des Gehaltes an Kohlenhydraten zu bemerken ist, sondern oft sogar eine Zunahme[3]), und andererseits ist bei der Resorption des Gerbstoffes quantitativ nachgewiesen[4]), daß keine Kohlenhydratbildung dabei vor sich geht.

Eine zweite Möglichkeit ist diese: Die Gerbstoffe und die Stärke stehen zwar zueinander in keinerlei unmittelbaren genetischen Beziehungen, die Bildung der ersteren aber kann auf die durch die Lösung der Stärke verursachten Veränderungen in der Zelle zurückgeführt werden oder auch sind die beiden Prozesse voneinander ganz unabhängig, werden aber in entgegengesetzter — oder auch derselben — Weise von der Temperaturerniedrigung beeinflußt.

Bevor die Angabe Schulz (s. o.) über die Anhäufung von Gerbstoffen während der Stärkelösung in den Blättern durch quan-

---

[1]) Hartig, ll. cc. — Schell, Ref. in Just bot. Jahresber. 1875. p. 872. — Meyen, zit. nach Schell, l. c. — Schulz, Flora. 1888. — Büsgen, Chem. Centr. 90. p. 397. — Ders., Ibid. 94. p. 283. — Waage, Ibid. 90b. p. 1017.

[2]) Lippmann, Zuckerarten. 1895.

[3]) Koch, Ann. Pharm. 233. p. 48; nach Lippmann, l. c.

[4]) Gerber, Rôle des tannins dans les plantes. (C. rend. T. 124. p. 1106.) — Chatin, C. rend. T. 124. p. 1106.

titative — auch eine mikrochemische Nachprüfung wäre sehr wünschenswert — Bestimmungen nachgeprüft worden ist, muß man wohl an derartige Erscheinungen zunächst denken, ganz wie es bei dem oben erwähnten Auftreten von Gerbstoffen in den Blättern unter normalen Bedingungen, und die hierbei hervortretenden Beziehungen der Gerbstoffe und des Zuckers zueinander zu tun sei.

Drittens könnten die in der Zelle schon vorhandenen oder bei der Stärkelösung in oben angedeuteter Weise gebildeten Gerbstoffe später in Beziehungen mit den Abbauprodukten der Stärke treten, etwa so, daß der Zucker mit den Gerbsäuren zu Glucotannonen zusammentrete, wobei dieser Kondensationsprozeß mit der Stärkehydrolyse parallel vorschreiten könnte. Da auch eine Fülle anderer Stoffe als die Phenolsäuren und Phlobaphenen auf dieselbe Weise Glycoside bilden können, so hängt diese Frage nahe mit der zusammen, ob Glycosidbildung überhaupt bei der winterlichen Stärkelösung eine Rolle spielt. Russell[1]) beobachtete reichlich Glycoside im Winter in den Knospen und er sagt: „C'est pendant le repos hivernal la teneur en glucosides atteint son maximum; à la réprise de la végétation les principes glucosidiques disparissent en partie", was auch dazu mitwirkt, daß man diese Frage nicht ohne weiteres unbeachtet lassen darf.

Wenn auch Lippmann[2]) die Waagesche[3]) Annahme, daß die in dem Zellsaft gebildeten Gerbsäuren mit Zucker und Phloroglucin zu ätherartigen Verbindungen zusammentreten würden, als höchst unsicher zurückweist, so läßt sich doch nicht verneinen, daß derartige Gerbstoffglycosiden in den Pflanzen sehr verbreitet sind, obwohl die sicher nachgewiesenen nur in kleinen Mengen sich vorfinden[4]) und nie als wirkliche Reservestoffe nachgewiesen worden sind[5]), sondern nur als Stoffe sekundärer Bedeutung angesehen (Wanderstoffe). Da aber z. B. der Tannin bis etwa 20 Prozent Zucker zu binden vermögen soll[6]), so wird es ersichtlich, daß man seine Bedeutung da, wo es reichlich zu finden ist, nicht ganz und gar vernachlässigen kann.

---

[1]) Russell, Sur les migrations des glucosides chez les végétaux. (C. rend. 139. p. 1230.)

[2]) Lippmann, Zuckerarten. p. 85 u. 1041.

[3]) Waage, Chem. Centralbl. 91. p. 1041.

[4]) Roscoe-Schorlemmer, Chemie VI. p. 663.

[5]) Husemann u. Hilger, Pflanzenstoffe. Berlin 1882. p. 16; die Ansicht der Verff., daß die meisten Gerbstoffe glycosidischer Natur sind, wird wohl doch nie bestätigt.

[6]) Strecker, Ann. chem. Pharm. 90. p. 328. — Rochleder u. Kawalier (Journ. f. pract. Chem. 74. p. 28 u. 399) erzielten wechselnde, oft sehr kleine Werte. — Kavalier (J. 1858. p. 256) fand nur 7 Proz. und oft nur ganz kleine Mengen. — Husemann u. Hilger (Pflanzenstoffe, p. 16) sehen in dem reinen Tannin keinen Glycosid, sondern nur Digallussäure (nach Schiff); derselben Ansicht ist Pfeffer (Aufn. d. Anilinf.); doch macht Utz (Chem. Ztg. 29. 1905) durch den Nachweis der Furfurolbildung beim Kochen mit Chlorwasserstoffsäure wahrscheinlich, daß das Tannin von irgendeiner Zuckerart begleitet wird. Der gefärbte Gerbstoff von *Alnus glutinosa* soll (Beilstein, Handb. d. organ. Chemie. III. p. 590) ein Glycosid sein. In der Eichengerbsäure aber gehört der Zucker, nach Etti u. Löwe (zit. in Beilstein, l. c. p. 587), nicht dem Gerbstoff an, sondern kommt frei vor.

Die vierte Möglichkeit einer Beeinflussung der Stärketransformation seitens der Gerbstoffe geht aus den Erfahrungen hervor, daß der Tannin eine retardierende Wirkung auf die Amylolyse ausübt.[1]) Es ist hierbei hervorzuheben, daß es keine bestimmten Mengenverhältnisse zwischen dem Gehalte an Tannin, sowie vielleicht noch an anderen in dieser Richtung wirksamen gerbstoffartigen Substanzen und an Gerbstoffen überhaupt herrscht, was eine Untersuchung der Kausalbeziehungen zu dem Verlaufe und der Geschwindigkeit der Lösung und Regeneration der Stärke außerordentlich erschwert. Dazu wäre noch festzustellen, ob die diesbezüglichen Substanzen überhaupt, z. B. bei Kälte, aus den Vacuolen, wo sie sich immer vorfinden[2]), in das Protoplasma hineindringen, und ob sie auch dann die in den Amyloplasten vor sich gehenden Reaktionen zu beeinflussen vermögen. Ob der von Smirnow[3]) nachgewiesene größere Tanningehalt der südlichen Salixarten mit den von Petersen[4]) angegebenen verschiedenen Lösungstendenz der Stärke einiger südlicher und nördlicher Arten derselben Gattung irgendwie in Einklang gestellt werden kann, scheint daher höchst unsicher.

Ob irgendeine dieser Möglichkeiten oder vielleicht deren mehrere bei den Stoffumwandlungen während der Winterperiode in den Holzpflanzen realisiert sind, ist jetzt noch unmöglich zu beantworten. Es hängt dies, wie schon angedeutet wurde, in erster Linie von dem Fehlen eines zuverläßlichen Klassenreagenzes, sowie spezifischer Reagenzen für die einzelnen Glieder dieser Gruppe ab.

Bei vielen der angeführten mikrochemischen Gerbstoffuntersuchungen, wie auch nahezu ausschließlich bei meinen eigenen Prüfungen ist zum Nachweis der „Gerbstoffe" Kaliumbichromatlösung verwendet. Es scheint daher nicht überflüssig bezüglich der Wirkungssphäre dieses Reagenzes zu erwähnen, daß auch andere Körper als die Gerbstoffe damit Reaktion geben, was auch für die übrigen allgemeinen Gerbstoffreagenzien zutrifft, daß aber noch dazu Drubble und Nierenstein[5]) festgestellt haben, daß der Kaliumbichromatreaktion der Gallussäure und nicht, wie angenommen wird, dem Tannin zukommt. Der übrigen Schwierigkeiten ungeachtet beeinträchtigen diese Umstände im höchsten Grade der Wahrscheinlichkeit, auf dem Wege dieser Methode zum Ziel in vorliegendem Probleme zu gelangen. Was aber dadurch erzielt werden kann, ist eine Schätzung der Bedeutung, die man den durch Kaliumbichromat färbbaren Substanzen bei der Stärketransformation beilegen darf.

* * *

[1]) Warcollier, Compt. rend. T. 141. p. 405. — Eine entsprechende Wirkung könnte auch durch Hydrolyse von Glucotannonen eintreten.

[2]) Bokorny, Vork. d. Gerbs. im Pflanzenreiche (Chem. Centr. 97. I. p. 176).

[3]) Smirnow, Justs bot. Jahresber. 1880. II. p. 781.

[4]) Petersen, Overs. danske Vid. Selsk. Forh. 1896.

[5]) Drubble und Nierenstein, Bio-Chem. Journ. Vol. II. No. 3. 1907. p. 96.

Bei meinen in den Jahren 1905—1909 ausgeführten Untersuchungen über die Verteilung und Stärke der Kaliumbichromatfärbung in verschiedenen Holzarten wurde das Hauptgewicht darauf gelegt, etwaige Veränderungen der Reaktionsintensität bei der Stärkeregeneration im Vergleich zu dem Winterzustande festzustellen, und nur wenige Präparate wurden im Herbst gesammelt. Aus dem umständlichen Untersuchungsprotokolle werde ich nur die Hauptzüge herausnehmen, da die kleinen Details die Darstellung nur unübersichtlicher machen. Dieselbe Ursache gibt mir Anlaß dazu, die Kutschersche[1]) Farbenskale für die Kaliumbichromatreaktionen nicht zu benützen, sondern die Intensität der Färbung nur mit „sehr stark", „stark", „ziemlich stark", „schwach", „spurenweise" anzugeben, wo überhaupt eine deutliche Reaktion ersichtlich war. Das Material stammt aus dem botanischen Garten in Helsingfors. Die Frühjahrsuntersuchungen wurden immer auf denselben Exemplaren wie die winterliche Prüfung unternommen.

* * *

1. **Acer californicum** (Torr. u. Gray) Dietr. **texanum** Pax.

a) Winterzustand.

Kaliumbichromatreaktion, ganz schwach, nur in dem äußersten Teil der primären Rinde und sehr unsichere Spuren in einigen tangentialen Zellreihen des Weichbastes, wo der Zellinhalt die Form einer homogenen, sehr licht bräunlich gefärbten Flüssigkeit hat. Auch in einzelnen subepidemalen Zellen der Knospenschuppen tritt eine undeutliche Färbung hervor. Sonst wird die Reaktion ganz vermißt.

Stärke fehlt in der Rinde und den Knospen vollkommen, kommt aber reichlich in den Markstrahlen und den Parenchymzellen des Holzes vor.

b) Frühjahrszustand.

Kaliumbichromatreaktion wie oben.

Stärke wurde in der Rinde in den periphersten Teilen neugebildet, ohne daß die schwache winterliche Kaliumbichromatreaktion dadurch beeinflußt worden erschien, und in den übrigen Teilen der Rinde und in den Knospen, wo auch im Winter keine Reaktion mit Kaliumbichromat zu erzielen war, trat zu dieser Zeit Stärke auf.

c) Erörterung.

Da im Winter so gut wie keine Kaliumbichromatreaktion ersichtlich war und die Stärke im Frühling doch regeneriert wurde, so ist es einleuchtend, daß „Gerbstoffe" als Ausgangsmaterial für die Stärkebildung in Betracht nicht gezogen werden können.

---

[1]) Kutscher, Flora. 1883.

2. **Acer campestre** L. **hebecarpum** DC.

a) Winterzustand.

Die Kaliumbichromatreaktion ist stark in der Rinde, sowie auch in den Deckschuppen und dem Oxalatnest der Knospen, während die übrigen Teile der Knospen, das embryonale Mark und die jungen Pflanzenteile keine Färbung aufwiesen. Im Holze wurden nur die großen Zellen der Markkrone ziemlich stark gefärbt, während in den Markstrahlen des Holzes nur hier und da Spuren ersichtlich waren und in den Holzparenchymzellen gar keine Färbung nachgewiesen werden konnte.

Stärke ist nur im Holze vorhanden, in den jüngsten Zweigen spärlich und in manchen Markstrahlen fehlend, in älteren Zweigen reichlich, fehlt aber auch hier in den Holzparemchymzellen und dem Cambiform vollkommen.

b) Frühjahrszustand.

Nur der Anfang der Stärkeregeneration wurde beobachtet.

Kaliumbichromatreaktion unverändert.

Es wurde eine Neubildung von Stärke in den Holzparenchymzellen festgestellt, wo auch im Winter keine Kaliumbichromatfärbung zu bemerken war und auch in den Knospen trat zu dieser Zeit Stärke in dem embryonalen Marke auf.

c) Erörterung.

Es wurde ersichtlich, daß sich die Stärke in dem größten Teil der parenchymatischen Zellen des Holzes, sowie auch in dem embryonalen Knospenmarke neugebildet hatte aus Stoffen, die mit Kaliumbichromat gar keine Färbung geben. In den stark reagierenden Zellen der Rinde und der Knospen war die Stärkeregeneration noch nicht eingetreten.

3. **Acer Ginnala** Maxim.

a) Winterzustand.

Sehr starke Kaliumbichromatreaktion in der Rinde, in den Knospenschuppen und dem Oxalatnest. Im Holzteil ist die Reaktion sowohl in jüngeren als älteren Zweigen stark in den Zellen der Markkrone, schwach in den Markstrahlen, während die Holzparenchymzellen gar keine Färbung gaben.

Stärke fehlt in der Rinde und den Knospen. In den jüngsten Zweigen war beinahe gar keine Stärke vorhanden, während ältere Zweige in der Markkrone und den Markstrahlen ziemlich reichlich Stärke führten. In den Holzparenchymzellen wurde auch in älteren Zweigen keine Stärke beobachtet.

b) Frühjahrszustand.

Kaliumbichromat erzeugte dieselbe Reaktion wie im Winter.

Stärke wurde in allen parenchymatischen Zellen, auch in

solchen, wie in dem embryonalen Knospenmark und dem Holzparenchym, wo keine Kaliumbichromatfärbung im Winter zu erzielen war, rückgebildet.

c) Erörterung.

Durch die Verteilung des Kaliumbichromatniederschlages des Winters im Holze ganz unabhängig von dem Stärkegehalt der Zellen, sowie auch durch die Stärkebildung im Frühjahr in Zellen, die keine Kaliumbichromatreaktion gaben, wird es ziemlich sichergestellt, daß in vorliegendem Falle keine genetischen Beziehungen zwischen den beiden Reaktionen existieren können.

4. **Acer Negundo** L.

a) Winterzustand.

Kaliumbichromat gibt deutliche Reaktion nicht; vielleicht kann eine sehr schwache Andeutung zu Gelbbraunfärbung in den Phellodermzellen und einigen subepidermalen Zellen der Knospenschuppen notiert werden.

Stärke ist in der Markkrone älterer Zweige reichlich vorhanden, ziemlich reichlich in den Markstrahlen älterer Zweige, wird aber in den Holzparenchymzellen und den allermeisten Cambiformzellen, sowie auch in dem Holzteil der jüngsten Zweige, in der Rinde und in den Knospen ganz vermißt.

b) Frühjahrszustand.

Das Kaliumbichromat erzeugte auch bei der Regeneration der Stärke dasselbe Bild wie oben; Stärke wurde in allen parenchymatischen Zellen neugebildet, $\pm$ reichlich.

c) Erörterung.

Da Stärke in $\pm$ reichlichem Maße in den Geweben, wo auch im Winter das Kaliumbichromat keine Färbung hervorrufen konnte, zurückgebildet wurde, so ist es klar, daß die durch diese Reagenz nachweisbaren Substanzen bei der Stärketransformation der *Acer negundo* keine Rolle spielen können.

5. **Acer pseudoplatanus** L.

a) Winterzustand.

Das Kaliumbichromat ruft eine tiefe Dunkelfärbung in der Rinde, sowie auch in den Deckschuppen und dem Oxalatnest der Knospen hervor. Eine schwache Reaktion machte sich in den Zellen der Markkrone und einzelnen Markstrahlenzellen bemerkbar, gar keine aber im Holzparenchym und Cambiform.

Stärke fehlt in der Rinde und den Knospen gänzlich, ist aber im Holzteil sehr reichlich vorhanden.

b) Frühjahrszustand.

Bei kaum abweichender Kaliumbichromatreaktion wurde der Anfang einer Neubildung der Stärke in allen parenchymatischen Geweben der Rinde und der Knospen konstatiert.

c) Erörterung.

Da die Stärke Frühlings in den von Kaliumbichromat auch im Winter nicht beeinflußten Geweben der Knospen regeneriert wurde, so muß dies entweder auf Kosten anderer Stoffe als mit $K_2 Cr_2 O_7$ färbbaren geschehen oder aber müßten „gerbstoffhaltigen" Substanzen von anderwärts zugeleitet werden, was sich schon beim Vergleich z. B. mit *Acer californicum texanum* und *A. Negundo* doch als sehr wenig wahrscheinlich herausstellt. In den peripheren Teilen der primären Rinde, wo doch schon ganz beträchtliche Stärkemengen sich angehäuft hatten, war keine Abnahme der Reaktionsintensität bei Behandeln mit Kaliumbichromat zu sehen; auch hier scheinen daher andere Körper als die „Gerbstoffe" das Ausgangsmaterial bei der Stärkebildung zu liefern.

6. **Acer rubrum** L.

a) Winterzustand.

Mit Kaliumbichromat tingierbare Substanzen finden sich in der Rinde, den Deckschuppen und dem Oxalatnest der Knospen, sowie in der Markkrone sehr reichlich, in den Holzmarkstrahlen weniger reichlich, in den übrigen Parenchymzellen des Holzes gar nicht vor.

Stärke fehlt in der Rinde und den Knospen, ist aber in der Markkrone reichlich vorhanden; die Holzmarkstrahlen führten in älteren Zweigen viel Stärke, während sie in den jüngsten Zweigen arm an Stärke oder völlig stärkeleer waren, wie es auch mit den Holzparenchymzellen und dem Holzcambiform der Fall war.

b) Frühjahrszustand.

Die Kaliumbichromatreaktion zeigt keine Abweichungen im Vergleich zum Winter.

Stärke tritt reichlich in allen parenchymatischen Geweben des Holzes, der Rinde und der Knospen auf.

c) Erörterung.

Für die Knospen gilt die bei *Acer pseudoplatanus* angeführte Bemerkung. — Es ist auffallend, wie sehr die Stärke- und Kaliumbichromatreaktionen in dem Holzteile voneinander unabhängig sind. Überall ist die Markkrone durch ihren Reichtum sowohl an Stärke als an durch Kaliumbichromat färbbaren Zelleninhalt ausgezeichnet. Die Markstrahlen führen „Gerbstoffe" in beträchtlicher Menge, gleich viel in Zweigen verschiedenen Alters, ungeachtet die Stärke in den älteren reichlich, in den jüngsten sich gar nicht vorfindet. Die Holzparenchymzellen geben im Winter Reaktion weder mit

Jodjodkalilösung noch mit Kaliumbichromat, obwohl in denselben später, im Frühling, wie es auch an einer Menge anderer Acerarten als die hier erwähnten festgestellt wurde, Stärke sich reichlich neubildet; keine genetische Beziehungen zwischen Stärke und „Gerbstoffe“ lassen sich also hier erkennen.

7. **Acer tataricum** L.

a) Winterzustand

Kaliumbichromat erzeugt intensive Färbung in der Rinde, den peripheren Teilen der Knospen und in der Markkrone, eine schwache in den Holzmarkstrahlen, gar keine in den inneren Teilen der Knospen und den Holzparenchymzellen.

Stärke ist in beträchtlicheren Mengen nur in der Markkrone vorhanden; die Holzmarkstrahlen sind stärkearm, die Holzparenchymzellen und das Holzcambiform enthalten keine Stärke. Rinde und Knospen sind stärkefrei; nur konnten bei einem Präparate schon (3./IV. 1907) die ersten Spuren aller Wahrscheinlichkeit gemäß neugebildeter Stärke in der „Stärkescheide“ andeutungsweise nachgewiesen werden.

b) Frühjahrszustand.

Die Kaliumbichromatuntersuchung ergab dasselbe Resultat wie oben beschrieben worden ist.

Die Regeneration der Stärke, die bei der oben angeführten Untersuchung eines am 3./IV. 1907 eingesammelten Materiales wahrscheinlich schon eben begonnen hatte, war dreizehn Tage später (16./IV.) in dem Holze nahezu beendet, in der Rinde ziemlich weit fortgeschritten, und die inneren Teile der Knospen, wie auch die äußeren Deckschuppen enthielten nicht unbeträchtliche Stärkemengen.

c) Erörterung.

Bei dieser Acerart kam die öfters beobachtete Proportionalität der Stärkeverteilung und Kaliumbichromatreaktion im Holze während des Winters wieder zum Vorschein: die Markkrone ist reich an beiderlei Stoffen, die Markstrahlen führen wenig von beiden, in den Holzparenchymzellen wurde durch keine der beiden Reagenzien Färbung hervorgerufen. Bei der Regeneration konnte keine Abschwächung der Kaliumbichromatreaktion nachgewiesen werden, und in Geweben, wo auch im Winter keine solche zu sehen war — in den inneren Teilen der Knospen und den Holzparenchymzellen — trat die Stärke doch wieder reichlich auf.

8. **Aesculus Hippocastanum** L.

Zwei untersuchte Exemplare ergaben dasselbe Resultat.

a) Winterzustand.

Kaliumbichromatreaktion: sehr stark in der primären Rinde und in den Rindenstrahlen, wird aber in den Parenchym-

zellen des Weichbastes ganz vermißt; stark in der Markkrone, während in den Holzmarkstrahlen nur der Inhalt einzelner Zellen gefärbt wurde und das Holzparenchym sowie das Cambiform keine Reaktion gab. Die äußeren Teile der Knospen und das Oxalatnest führten reichlich „Gerbstoff"; die inneren Teile entbehrten aber solche ganz oder fast ganz.

Stärke wird in der Rinde, in den Knospen, in den Holzparenchymzellen und in den Holzcambiformzellen gänzlich vermißt, findet sich aber in der Markkrone ziemlich reichlich vor; in den Markstrahlen kommt nur in älteren Zweigen reichlich, in den letztjährigen nur sehr wenig Stärke vor.

Kleine, aus „schlafenden Augen" hervorgegangene Zweige aus dem inneren der Bäume waren ganz stärkefrei, zeigten jedoch dieselben Mengenverhältnisse des Kaliumbichromatniederschlages wie die peripheren Zweige.

b) Herbstzustand.

Im Herbst untersuchte, von Stärke strotzend volle Zweige, zeigten keine erheblichen, sicher festzustellende Abweichungen in der Kaliumbichromatreaktion im Vergleich mit den im Winter geprüften Zweigen.

c) Erörterung.

Die oben beschriebenen Kaliumbichromatreaktionen zeigen sehr deutlich die Selbständigkeit derselben beim Vergleich mit den Schwankungen des Stärkegehaltes, und im Herbst stärkenreiche Gewebe, wo $K_2Cr_2O_7$ keine Färbung hervorrief, wiesen auch im Winter, nach vollendeter Lösung der Stärke, keine Kaliumbichromatreaktion auf.

9. **Betula verrucosa** Ehrh.

Mehrere in den Untersuchungsperioden 1905—06 und 1906—07 geprüfte Birken ergaben ganz übereinstimmende Resultate, die auch in verschiedenen, aus dem Inneren und der Periferie der Bäume ausgewählten Zweige fast keine Differenzen zeigten.

a) Winterzustand.

Das Kaliumbichromat rief eine sehr starke Reaktion in der primären Rinde, in den Rindenstrahlen und den Parenchymzellen des Weichbastes, besonders in der Nähe der mechanischen Scheide, in den Holzmarkstrahlen und dem Marke hervor, während die Holzparenchymzellen keine Reaktion aufwiesen.

Stärke fehlt in allen oberirdischen Teilen ganz.

Die Pollenkörner geben keine Reaktion weder mit Jodjodkali noch mit Kaliumbichromat.

Die Wurzeln, die von Stärke strotzend voll waren, ergaben in den Holzmarkstrahlen keine Kaliumbichromatreaktion, wohl aber eine ziemlich starke in den Holzparenchymzellen. Die Rinde wurde stark tingiert.

b) Herbstzustand.

Im Herbst, bei eben beginnender bis ziemlich weit vorgeschrittener Lösung der Stärke untersuchtes Material ergab haupt-

sächlich dasselbe Bild wie im Winter bei Behandeln mit Kaliumbichromat. Pollenkörner und Wurzeln wurden im Herbst nicht geprüft.

c) Erörterung.

Die auch im Herbst sehr starke Kaliumbichromatfärbung wurde bei der Stärkelösung nicht intensiver und trat in den Holzparenchymzellen trotz vollständiger Resorption der Stärke auch im Winter nicht ein; Beziehungen zwischen „Gerbstoff" und Stärke bei dem periodischen Wechsel des Gehaltes an letztgenanntem Stoffe können also in diesem Falle nicht sichergestellt werden. Das Verhalten der Wurzeln, wo „Gerbstoff" in den Holzparenchymzellen, aber nicht in den Markstrahlen vorkam, kann vielleicht auf einer zufälligen Unregelmäßigkeit beruhen; da die Untersuchung nicht wiederholt wurde, will ich hieraus keine Verallgemeinerung machen, sondern diese ganz abweichende Sachlage nur als solche erwähnen.

10. **Caragana arborescens** Lam.

a) Winterzustand.

Kaliumbichromatreaktion wurde in allen Teilen und Geweben nur sehr unsicher und höchstens spurenweise erzielt.

Die Hauptsprosse der Zweige waren so gut wie vollkommen stärkefrei, die jüngsten sogar ganz, während die Zwergzweige sehr viel Stärke im Holze enthielten, in der Rinde aber nichts, ebenso wie in den Knospen.

b) Herbstzustand.

Kaliumbichromat ergab, wie oben, kaum Reaktion. Stärke fand sich in der Rinde und den Knospen reichlich vor und das Holz war strotzend voll davon.

c. Erörterung.

Da „Gerbstoff" trotz der Lösung der Stärke in den Zellen nicht nachgewiesen werden konnte, so ist es einleuchtend, daß in vorliegendem Falle mit Kaliumbichromat Reaktion gebende Stoffe als Abbauprodukte der Stärke nicht in Betracht gezogen werden können und daß auch sonstige Beziehungen zwischen Kohlenhydrate und sogenanntem Gerbstoff nicht ausfindig gemacht werden können.

11. **Corylus Avellana** L.

a) Winterzustand.

Starke Kaliumbichromatreaktion in allen parenchymatischen Geweben, mit Ausnahme der Holzparenchymzellen und den Parenchymzellen des Weichbastes, wo gar keine Färbung zu bemerken war; auch war die Farbe des Zellinhaltes der Holzmarkstrahlen etwas lichter als die der übrigen Reaktion gebenden Elemente.

Stärke fehlt ganz.

b) Frühjahrszustand.

Die Kaliumbichromatreaktion wurde bei der reichlichen Rückbildung der Stärke nicht verändert.

c) Erörterung.

Da mit Kaliumbichromat im Winter in allen amylomatischen Geweben keine Reaktion erzielt wurde und da die „Gerbstoffärbung" bei der Stärkeregeneration nicht weniger intensiv als früher erschien, so weist dies darauf hin, daß in diesem Falle keine näheren Beziehungen zwischen den angedeuteten Stoffen bei der Stärketransformation existieren können.

12. **Elaeagnus longipes crispa** Maxim.

a) Winterzustand.

Die Kaliumbichromatfärbung tritt nur in einzelnen Zellen des Weichbastes, der Knospen und der Markkrone auf, sonst konnte keine auch einigermaßen sichere nachgewiesen werden.

Stärke fehlt ganz in der Rinde und den Knospen, beinahe vollkommen in den jüngeren Zweigen, während die älteren viel Stärke im Holze führten.

b) Frühjahrszustand.

Die Kaliumbichromatreaktion zeigt bei der Stärkeregeneration keine Änderung.

c) Erörterung.

Für *Elaeagnus longipes crispa* gilt dasselbe, was oben bei *Caragana arborescens* erwähnt worden ist.

13. **Evonymus europaea** L.

a) Winterzustand.

Kaliumbichromatreaktion wurde sehr spärlich nur in der primären Rinde, besonders in dem perifersten Teil derselben, und in den Knospenschuppen erzielt.[1])

Stärke wurde ganz vermißt.

b) Frühjahrszustand.

Kaliumbichromatreaktion wie im Winter.

Stärke in allen Geweben ziemlich reichlich vorhanden.

c. Erörterung.

Auch bei vorliegender Art sind die „Gerbstoffe" als Glieder bei der winterlichen Stärkeumwandlung nicht zu betrachten.

---

[1]) Petersen, l. c. p. 63, teilt dieselbe Beobachtung mit.

14. **Fagus silvatica** L.[1])

Zwei Exemplare wiesen keine Abweichungen auf.

a) Winterzustand.

Kaliumbichromatreaktion in der Rinde und den Knospen stark, im Holze aber schwach.

Die Stärke war aus der Rinde und den Knospen verschwunden, während im Holze die Lösung der Stärke nur in den jüngsten Zweigen bedeutendere Fortschritte gemacht hatte, ohne daß die Kaliumbichromatreaktion hier deshalb intensiver gewesen wäre.

b) Frühjahrszustand.

Kaliumbichromatlösung brachte dieselbe Reaktion, wie oben beschrieben worden ist, hervor.

Stärke fand sich im Holze, auch in den jüngsten Zweigspitzen, reichlich, in der Rinde und den Knospen ziemlich reichlich vor.

c) Erörterung.

Die Wechselseitigkeit der Mengenverhältnisse der Stärke- und der Kaliumbichromatfärbung, die sich zwischen Holz und Rinde älterer Zweige sichtbar macht, findet in dem Verhalten des Holzes älterer und jüngerer Zweige im Winter keine Bestätigung und wird durch Beobachtung der Stärkeregeneration, wo keine entsprechenden Veränderungen der Kaliumbichromatreaktion eintreten, ganz aufgehoben.

15. **Hippophaë rhamnoides** L.

a) Winterzustand.

Kaliumbichromat gibt sehr starke Reaktion in der Rinde und auch in den Knospen, während die Parenchymzellen des Holzes keine Färbung zeigen. Stärke fehlt überall vollkommen.

b) Frühjahrszustand.

Die Kaliumbichromatreaktion bleibt unverändert, obwohl Stärke sich in allen Geweben, am meisten (16./IV. 1906) im Holze, nur spärlich in den Knospen, neugebildet hat.

c) Erörterung.

Die Kaliumbichromatreaktion zeigt sich ganz unabhängig von dem Verhalten der Stärke. Im Winter gibt bei vollständigem Stärkemangel die Rinde sehr intensive, das Holz keine Reaktion, und auch bei der Regeneration der Stärke wird die Sachlage nicht verändert.

16. **Juglans mandschurica** Maxim.

a) Winterzustand.

Durch Kaliumbichromat wurde starke Färbung in der Rinde hervorgerufen, während die parenchymatischen Zellen im Holze,

---

[1]) Petersen, l. c., teilt ganz übereinstimmende Angaben mit.

unabhängig von ihrem wechselnden Stärkegehalt, nur eine schwache bräunliche Farbe des Inhaltes annahmen.

Stärke fehlte in der Rinde ganz, wie auch in den jüngsten Zweigen, während ältere stellenweise reich an Stärke waren.

b) Im Frühjahr oder Herbst wurde keine Prüfung dieser Art vorgenommen.

c) Erörterung.

Die Intensität der Färbung im Holze jüngerer und älterer Zweige nach Behandeln mit Kaliumbichromatlösung zeigte keine wechselseitigen Beziehungen zu den schwankenden Stärkemengen.

17. **Lonicera bella albida** Zbl

a) Winterzustand.

Kaliumbichromat gab keine sicher festzustellende Reaktion.

Stärke fehlt in der Rinde, in den Knospen und in den dünnsten Zweigenden, während das Holz älterer Zweigteile sehr reichlich Stärke enthielt.

b) Frühjahrszustand.

Bei weit fortgeschrittener Regeneration der Stärke zeigte die Kaliumbichromatfärbung keine Abweichungen im Vergleich mit dem Winterzustande.

c) Erörterung.

Bei *Lonicera bella albida* geht die Stärke, wo sie gelöst wird, in durch Kaliumbichromatlösung färbbare Substanzen nicht über.

18. **Lonicera notha carnea rosea** Zbl.

Diese Art zeigt in allen Beziehungen eine völlige Übereinstimmung mit dem Verhalten von *L. bella albida.*

19. **Ostrya virginica** Willd.

a) Winterzustand.

Das Kaliumbichromat gibt in der Rinde und den Knospen starke Reaktion, während es sehr unsicher erschien, ob in dem Holze irgendeine Färbung zu bemerken sei; einzelne Markzellen wurden stark tingiert.

Stärke fehlt in der Rinde und den Knospen; das Mark und die Markkrone waren voll Stärke, während das Holz als stärkearm bezeichnet wurde.

b) Frühjahrszustand.

Kaliumbichromatreaktion wie im Winter.

Stärke reichlich im Holze, ziemlich viel in der Rinde und den Knospen.

c) Erörterung.

Es ist zu bemerken, daß das Holz, obwohl stärkearm, im Winter deutlichere Reaktion nicht gab als die mit Stärke strotzend

vollen Zellen der Markkrone und des Markes. Das Material der Stärkebildung im Frühling kann hier durch Kaliumbichromat färbbare Stoffe nicht sein, da bei der Regeneration keine Abschwächung der $K_2Cr_2O_7$-Färbung eintrat.

20. **Philadelphus grandiflorus** Aut.

a) Winterzustand.

Kaliumbichromat brachte keine auch einigermaßen sichere Reaktion hervor.

Stärke fehlt in der Rinde und den Knospen, während die Markkrone, die Holzmarkstrahlen und einige Holzparenchymzellen massenhaft Stärke führen.

b) Frühjahrszustand.

Kaliumbichromatreaktion dieselbe wie im Winter.

Stärke fand sich in den untersuchten Ästen ziemlich viel in der Rinde und den Knospen vor; das Holz wie im Winter von Stärke erfüllt, jetzt aber auch alle Holzparenchymzellen.

c) Erörterung.

Aus dem Verhalten des Wintermaterials, wo bei der Stärkelösung in der Rinde, in den Knospen und in den meisten Holzparenchymzellen keine nachweisbaren Mengen von durch Kaliumbichromat färbbaren Stoffen sich gebildet hatten, geht deutlich hervor, daß diesbezügliche Substanzen als Umwandlungsprodukte der Stärke hier nicht auftreten; die Frühjahrsuntersuchung ergibt, daß solche auch beim Wiedererscheinen der Stärke nicht gebildet werden.

21. **Syringa vulgaris** L.

a) Winterzustand.

Kaliumbichromatreaktion stark in der primären Rinde, in der Markkrone und den äußeren Deckschuppen der Knospen, während eine solche in der sekundären Rinde, in den Holzmarkstrahlen und in den Holzparenchymzellen, sowie in den inneren Teilen der Knospen nicht sicher festgestellt werden konnte.

Stärke fehlt in der Rinde, in den Knospen und in den Holzparenchymzellen, während die Markkrone und die Holzmarkstrahlen reichlich — ziemlich viel Stärke führten.

b) Frühjahrszustand.

Kaliumbichromatreaktion wie oben.

Stärke war reichlich in allen parenchymatischen Zellen des Holzes, ziemlich viel in der Rinde und in den Knospen zu finden.

c) Erörterung.

Bei *Syringa vulgaris* sind keinerlei genetische Beziehungen zwischen Stärke und „Gerbstoff“ bei der winterlichen Stärkeumwandlung festzustellen; Stärke tritt im Frühling auch in „Gerb-

stoff“-freien Zellen auf und im Winter zeigen die Mengenverhältnisse der beiden Substanzen keine ausgesprochene Inversität.

22. **Tilia grandifolia** Ehrh.

Nach Petersens (l. c.) Beobachtungen sind bei *T. grandifolia* die Rindenstrahlen und Holzmarkstrahlen im Winter, wo Stärke vollkommen vermißt wird, arm an „Gerbstoff“. Bei der Regeneration der Stärke im Frühjahr hielt sich die Kaliumbichromatfärbung etwa unverändert. Nur in einem einzigen Falle, wo sich die Stärkemengen noch vergrößert hatten, erschien sie etwas schwächer; die Resultate seiner gelegentlichen Beobachtungen in Betreff des Verhaltens der „Gerbstoffe“ bei der Stärketransformation bei *Tilia grandifolia* scheinen doch eher die Auffassung der Abwesenheit näherer genetischer Beziehungen zwischen Stärke und „Gerbstoff“ (als direkte Umwandlungsprodukte) zu stützen.

* * *

Bei kurzer Zusammenfassung der obigen Darstellung geht folgendes bezüglich der Kaliumbichromatfärbung der verschiedenen Gewebe der untersuchten Arten hervor.

Kaliumbichromatreaktion wird vollkommen oder fast vollkommen bei folgenden Arten vermißt:[1])

Acer californicum texanum, A. Negundo, Caragana arborescens, Elaeagnus longipes crispa, Evonymus europaea, Lonicera bella albida, L. notha carnea rosea, Philadelphus grandiflorus.

Bei denjenigen Arten, wo deutliche Reaktion erzielt wurde, erwiesen sich einzelne Gewebe als gerbstoffrei oder so gut wie gerbstoffrei,[2]) nämlich bei:

Acer campestre hebecarpum: Markstrahlen, Holzparenchymzellen, embryonale Knospenteile, Oxalatnest;
Acer Ginnala: Holzparenchymzellen, embryonale Knospenteile;
Acer pseudoplatanus: (Holzmarkstrahlen), Holzparenchymzellen (und Cambiform), embryonale Knospenteile;
Acer rubrum: Holzparenchymzellen, embryonale Knospenteile;

---

[1]) Nach Petzold (Diss. Halle 1876) sind als gerbstoffrei zu erwähnen: *Cytisus, Colutea, Philadelphus, Lonicera, Staphylea, Evonymus;* bei den beiden letztgenannten fand sich Gerbstoff doch im Epidermis vor. — Wigand (Bot. Ztg. 1862) nennt die Familien *Oleaceae* und *Solanaceae* als Gerbstoff entbehrende.

[2]) Sanio (Bot. Ztg. 1860) erwähnt, daß überall, wo Gerbstoffe (mit Kaliumbichromat nachgewiesen!) in der Rinde vorkommen, solche auch in den Holzmarkstrahlen und den Parenchymzellen zu finden seien; aus später ausgeführten Untersuchungen desselben Autors (Bot. Ztg. 1863) kann aber entnommen werden, daß folgende Arten in übrigen Geweben der Zweige gerbstoffführend waren, aber nicht in den Holzparenchymzellen: *Acer platanoides, Carpinus betulus, Corylus Avellana, Eucalyptus cordata, Pirus communis, Quercus pedunculata, Ribes rubrum, Salix purpurea, Syringa vulgaris* (im Holzparenchym sehr spärlich!). Bei übrigen Arten erwiesen sich folgende Gewebe als gerbstofffrei: *Platanus occidentalis*, Holzparenchym und Holzmarkstrahlen; *Amygdalus communis,* Holzparenchym und Parenchym des Weichbastes; *Prunus spinosa,* wie *Amygdalus; Prunus avium,* Parenchym des Weichbastes. — Westermaier (1887) fand Gerbstoff nur in einzelnen Holzparenchymzellen bei *Qercus pedunculata.*

Acer tataricum: Holzparenchymzellen, embryonale Knospenteile, Oxalatnest;
Aesculus Hippocastanum: (Holzmarkstrahlen), Holzparenchymzellen (und Cambiform), Parenchym des Weichbastes, embryonale Knospenteile;
Betula verrucosa: Holzparenchymzellen, Pollenkörner, Holzmarkstrahlen der Wurzeln; Knospen nicht bezüglich der Verteilung der „Gerbstoffe" geprüft;
Corylus Avellana: Holzparenchymzellen, Parenchymzellen des Weichbastes; Verteilung in den Knospen nicht angegeben;
Hippophaë rhamnoides: Holzparenchymzellen;
Ostrya virginica: alle Gewebe des Holzes;
Syringa vulgaris: Holzmarkstrahlen, Holzparenchymzellen, embryonale Knospenteile, Oxalatnest.

In diesen Geweben, wie auch in den erstgenannten ganz „gerbstoff"-freien Arten wurde im Frühling Anhäufung von Stärke oder auch das frühere Vorhandensein derselben im Herbst konstatiert. Das Holzparenchym (incl. Holzcambiform) ist in der Regel gerbstoffrei, ebenso wie die meristematischen Teile der Knospen.[1])

In den Geweben, wo Kaliumbichromat eine ± starke Reaktion hervorrief, war in der Intensität der Färbung keine nachweisbare Beziehung zu dem Stärkegehalte im Winter festzustellen, und nirgends konnte eine Änderung des Gerbstoffgehaltes desselben Gewebes bei den verschiedenen Phasen der Stärketransformation nachgewiesen werden.[2])

Da, wie gezeigt worden ist, der „Gerbstoff" bei vielen Holzpflanzen trotz der Stärkelösung ganz oder fast ganz vermißt wird, so ist er selbstverständlich bei diesen als ein sekundär entstehendes Abbauprodukt der Stärke von nennenswerter Bedeutung nicht herbeizuziehen. Bei anderen Baumarten findet sich der Gerbstoff in gewissen stärkespeichernden Geweben oder Gewebe-Elementen nicht vor, während andere amylomatische Gewebe eine sehr starke Reaktion aufweisen, was auf einen innigen genetischen Zusammenhang dieser beiden Stoffe nicht deutet, da sonst ein wenigstens binnen gewissen Grenzen herrschendes Gleichgewicht zu erwarten wäre; übrigens gibt es keine Ursache, einen prinzipiell verschiedenen Verlauf des Abbau der Stärke in verschiedenen Geweben derselben Pflanzenart anzunehmen, ebensowenig wie bei verschiedenen Pflanzenarten.

Eine Beeinflussung seitens der durch Kaliumbichromat färb-

---

[1]) Hierin, daß die meristematischen Teile Gerbstoff entbehren, bestätigen meine Beobachtungen die früheren Untersuchungen von Wigand (Bot. Ztg. 1862), Westermaier (1885. 1887), Moeller (1888), Rulf (1884), Busse (1893) u. a. m.

[2]) Schroeder (Landw. Versuchsst. XIV. p. 118) teilt mit, daß im Frühling der Gerbstoff der Knospen und der vorjährigen Triebe bei Birke und Ahorn in Menge nicht abnimmt, obwohl Stärke gebildet wird. — Theorin (Öfvers. K. Vet. Ak. Handl. 1884) fand bei *Populus candicans* gleich starke Kaliumbichromatreaktion in einer stärkereichen wie in einer stärkefreien Stammspitze im Winter.

baren Stoffe auf den Verlauf oder die Geschwindigkeit der Stärketransformation war nicht zu beobachten.

Den mit Kaliumbichromat Reaktion gebenden Stoffen kann demgemäß in den untersuchten Fällen keine oder höchstens nur eine sehr beschränkte Bedeutung als Umwandlungsprodukte der Stärke oder als der Stärketransformation beeinflussende Agentien zugeschrieben werden, was schon aus den aus der normalen Verteilung derselben in den Holzgewächsen[1]) ersichtlichen Gründen von vornherein zu erwarten war.

Das Verhalten der sogenannten „Gerbstoffe" bei der winterlichen Stärkeumwandlung in den wintergrünen Blättern will ich als einen besonderen Abschnitt später verfolgen, da meine Untersuchungen über diesen Gegenstand noch nicht zu Ende geführt sind.

Literaturverzeichnis.[2])

Aschoff, Landw. Jahrb. XIX. 1890. p. 127.

Beilstein, F., Handb. d. organ. Chemie. Leipzig. III. Aufl.

Berthold, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. Leipzig. I. 1898; II. 1904.

Bokorny, Th., Einige physiologische Vorgänge bei der Keimung der Samen. (Naturw. Wochenschr. N. F. Bd. 2. 1903. p. 169.)

— Vorkommen der Gerbsäure im Pflanzenreich. (Chem. Centr. 1897. I. p. 176.)

Braemer, Les tannoïdes. (Fac. de méd. et pharm. de Lyon. Sér. 1. No. 8.)

Busse, W., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Jahresperiode der Weißtanne (*Abies alba* Mill.). (Flora. 1893. p. 113.)

Büsgen, M., Beobachtungen über das Verhalten des Gerbstoffs. Jena 1889.

— Verhalten des Gerbstoffs in den Pflanzen. (Chem. Centr. 1890. a. p. 397.)

— Tannin in den Pflanzen. (Chem. Centr. 1894. I. p. 284.).

Chatin, Bull. soc. bot. de France. T. XI; nach Gerber, l. c.

Cooley, G. E., An investigation of the officinal *Prunus viryiniana* to distinguish it from borks collated at other seasons. (Journ. of Pharm. Vol. IV. 1897. No. 7; Ref. in Bot. Centr. Beih. 7. p. 388.)

Czapek, Fr., Biochemie der Pflanzen. I u. II. Jena 1905.

Drabble u. Nierenstein, Bio-Chem. Journ. Vol. II. No. 3. p. 96. 1907; Ref. in Meyers Jahrb. d. Chemie. 1906. p. 519.

Dulk, Landw. Versuchsst. XVIII. 1875. p. 192.

Euler, H., Växtkemi. Stockholm 1907—08.

Fernbach, A., Sur la tannase. (Compt. rend. CXXXI. 1900. p. 214.)

Fischer, A., Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. (Pringsh. Jahrb. wiss. Bot. XXII. 1891. p. 73.)

Gardiner, W., On the occurence of tannins in the vegetable cell and their physiological significance. (Proc. Cambr. Phil. Soc. Vol. IV. Part. VI. Ref. Bot. Ztg. 1884. p. 75.

---

[1]) Aus der Literatur will ich besonders die Arbeiten von Sanio (Bot. Ztg. Bd. 18. 1860. p. 193) und Wigand (Bot. Ztg. Bd. 20. 1862. p. 121) hervorheben.

[2]) Einige Arbeiten, die im Texte nur als Zitate aus anderen erwähnt worden sind, habe ich hier nicht angeführt.

Gerber. C., Rôle des tannins dans les plantes et plus particulièrement dans les fruits. (Compt. rend. 124. 1897. p. 1106. Ref. Chem. Centr. 97. II. p. 43 u. Jahresb. f. Chem. 97. p. 2838.)

Hartig, Th., Weitere Mitteilungen das Gerbmehl betreffend. (Bot. Ztg. 1865. p. 237.)

— Über den Gerbstoff der Eiche. — Stuttgart, Cotta, 1869.

— Zur Entwickelungsgeschichte des Pflanzenkeimes. 1858.

Husemann und Hilger, Pflanzenstoffe. Berlin 1882.

Hämmerle, J., Über das Auftreten von Gerbstoff, Stärke und Zucker bei *Acer Pseudoplatanus* im ersten Jahre. (Ber. D. Bot. Ges. Bd. 19. 1901. p. 538.)

Kawalier, in Rochleder, Wien. Ak. Ber. XXIX. p. 28. ibid. XXX. p. 159; Chem. Centr. 1858. p. 519; Chem. Gaz. 1858. p. 44; Journ. pract. Chem. 74; Ref. im Jahresber. f. Chem. 1858. p. 256.

Klercker, Die Gerbstoffvakuolen. (Bih. till K. Sv. Vet. Ak. Handl. XIII. Afd. III. No. 8.)

Kraus, G., Gerbstoffe. (Sitzber. d. naturf. Ges. Halle 1884; Ref. Bot. Jahrb. VII. 1886. Lit. 87.)

— Grundlinien zu einer Physiologie des Gerbstoffs. Leipzig 1889. (Ref. Bot. Centr. 1889. p. 447.)

Kutscher, E., Über die Verwendung der Gerbsäure im Stoffwechsel der Pflanze. (Flora. 1883. p. 33.)

Laroque, A., Neue Untersuchungen über die Gallussäure. (Liebigs Ann. XXXIX. 1841. p. 97.)

Lidforß, B., Über die Wirkungssphäre der Glycose- und der Gerbstoffreagenzien. (Lunds Univ. Årsskr. XXVIII. 1892.)

Lippmann, E. O. v., Die Chemie der Zuckerarten. 1895. II. Aufl.

Moeller, H., Anatomische Untersuchungen über das Vorkommen der Gerbsäure. (Ber. D. bot. Ges. 1888. p. LXVI.)

— Weitere Mitteilungen. (Mitt. d. Naturw. Ver. f. Neu-Vorpommern und Rügen im Greifswald. 1887.)

Müller, Über den Einfluß des Ringelschnittes auf das Dickenwachstum und die Stoffverteilung. Diss. Halle 1888.

Oser, Über die Gerbsäure der Eiche. (Sitzber. d. K. Ak. d. Wiss. Abt. II. 1875. p. LXXII.)

Petersen, O. S., Stivelsen hos vore Lovtraeer under Vinterhvilen. (Overs. over det danske Vid. Selsk. Forh. 1896. No. 1. p. 50.)

Petzold, Über die Verteilung des Gerbstoffes in den Zweigen und Blättern unserer Holzgewächse. Diss. Halle a. S. 1876. (Ref. Just. bot Jahresber. 1876.)

Pfeffer, W., Über Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen. (Unters. aus d. botan. Inst. Tübingen. Bd. II. 1886. p. 197.)

— Pflanzenphysiologie. Leipzig 1904.

Reinitzer, Fr., Bemerkungen zur Physiologie der Gerbstoffe. (Ber. D. bot. Ges. VII. 1889. p. 187. Ref. Chem. Centralbl. 1889 b. p. 292. Jahresb. d. Chem. 89. p. 2094. Ber. D. Chem. Ges. 23. R. p. 769.)

Robiquet, E., Recherches sur la fermentation gallique. (Ann. de chim. et phys. XXXIX. 1853. p. 453.)

Rochleder, Fr., Mitt. aus dem chem. Laborat. zu Prag. Journ. f. prakt.

Chem. 74. p. 1 und 399; Ref. Meyers Jahrb. 1906. p. 520 und Beilstein. II. p. 1926.

Roscoe-Schorlemmer, Organische Chemie. Braunschweig. Letzte Aufl.

Rulf, Über das Vorkommen der Gerbsäure bei der Keimung der Pflanzen. Diss. Halle a. S. 1884.

Russell, W., Sur les migrations des glucosides chez les végétaux. (Compt. rend. T. 139. p. 1230.)

Sachs, J., Zur Keimungsgeschichte der Dattel. (Bot. Ztg. 1862. p. 242.)

— Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1862.

Sanio, C., Einige Bemerkungen über den Bau des Holzes. (Bot. Ztg. 1860. Bd. 18. p. 113.)

— Einige Bemerkungen über den Gerbstoff und seine Verbreitung bei den Holzpflanzen. (Bot. Ztg. 21. 1863. p. 17.)

Schell, Physiologische Rolle des Gerbstoffes. Kasan 1875. (Ref. in Justs bot. Jahresber. 1875. p. 872.)

Schleiden, M. J., Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. T. I. Leipzig 1849.

Schroeder, J., Die Frühjahrsperiode der Birke (*Betula alba L*) und des Ahorn (*Acer platanoides L*). (Landw. Versuchsst. XIV. 1871. p. 118.)

Schulz, E., Über Reservestoffe in immergrünen Blättern unter besonderer Berücksichtigung des Gerbstoffes. (Flora. 1888. p. 223.)

Smirnow, A. J., Der Gehalt an Tannin in der Weidenrinde. (Mitt. d. Land- und Forstwirtschaftl. Akad. zu Petrowskoje-Rosumowskoje. 1880; Ref. Justs bot. Jahresb. 1880. II. p. 781.)

Strecker, Ad., Untersuchungen der Galläpfelgerbsäure. (Liebigs Ann. Chem. 90. 1854. p. 328; Ref. Meyers Jahrb. 1906. p. 519; Beilstein, Handb. d. organ. Chem. II. p. 1926; Lippmann, Zuckerarten, p. 84.)

Theorin, Växtmikrokemiska studier. (Övers. af K. Sv. Vet. Ak. Handl. 44 årg. 1884. No. 5. p. 51.)

Waage, Th., Beziehungen des Gerbstoffs zur Pflanzenchemie. (Chem. Centralbl. 91. p. 1041.)

— Über die Bildung Phloroglucins in den Pflanzen. (Cem. Centralbl. 90b. p. 1017.)

Warcollier, G., Cause de la présence de quantités anormales d'amidon dans les pommes meurtriers. (Compt. rend. 141. p. 405.)

Went, Chemisch-physiologische Untersuchungen über das Zuckerrohr. Jahrb wiss. Bot. 31. p. 289.)

Westermaier, M., Zur physiologischen Bedeutung des Gerbstoffs in den Pflanzen. (Sitzber. d. Berl. Ak. 1885. II. p. 1115.)

— ibid. 1887. I. p. 127.

— Bemerkungen zu der Abhandlung von Gregor Kraus: „Grundlinien zu einer Physiologie der Gerbstoffe". (Ber. D. bot. Ges. 1889. p. 97.)

Wigand, A., Einige Sätze über die physiologische Bedeutung der Gerbstoffe und der Pflanzenfarbe. (Bot. Ztg. 20. 1862. p. 121.)

Über die Polarität bei Impatiens Sultani.

Von

A. Ursprung.

An einem abgeschnittenen in Wasser liegenden Sproß fand sich die Wurzelbildung auf die Nähe der apikalen Partie beschränkt, was mich veranlaßte, über den Einfluß äußerer und innerer Faktoren bei der Wurzelbildung dieser Pflanze orientierende Versuche anzustellen. Bei Vöchting[1]) werden einige Experimente mitgeteilt mit *Impatiens grandiflora.* Diese Art besitzt saftige, durchscheinende, mit wohlausgebildeten Knoten versehene Stengel, welche hinsichtlich der Entstehung der Wurzeln eine deutliche Polarität aufweisen. Setzt man nämlich Sproßstücke aufrecht in eine mit Erde gefüllte Schale und überdeckt sie mit einer Glasglocke, so bilden sie fast regelmäßig an ihrer Basis Wurzeln. Setzt man aber die Stengelstücke verkehrt ein, so geht regelmäßig der von Erde umgebene Teil zugrunde; der Zersetzungsprozeß reicht bis zu dem ersten über der Erde befindlichen Knoten, macht jedoch hier halt, indem dicht unter dem Knoten eine Trennungsfläche ausgebildet wird. Das ganze apikale Stück geht zugrunde, die basale Partie fällt, sobald sie mindestens einen Knoten enthält, gesund zu Boden und kann, horizontal auf der feuchten Erde liegend, unter besonders günstigen Bedingungen an ihrer Basis auch Wurzeln bilden.

Da sich *Impatiens grandiflora* bezüglich der Wurzelbildung wesentlich anders zu verhalten schien als *Impatiens Sultani* und da weder über die letztere, noch über andere Spezies — ausgenommen *Impatiens parviflora,* die deutliche Polarität zeigt[2]) — Versuche publiziert zu sein scheinen, so führte ich mit Stengelstücken von *Impatiens Sultani* einige Experimente aus. Es handelte sich darum, festzustellen, ob tatsächlich bei dieser Spezies eine Umkehrung der Polarität zu erreichen ist, eine Frage, welche durch die oben erwähnte Beobachtung nahegelegt wurde und die, infolge der Kontroverse zwischen Klebs und Vöchting, ein erhöhtes Interesse gewann.

---

[1]) Vöchting, Über Organbildung im Pflanzenreich. Bonn 1878. I. p. 222.
[2]) l. c. p. 82.

I. 13—25 cm lange Stengelstücke kamen aufrecht in Gläser zu stehen, die mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidet waren und auf dem Boden eine Wasserschicht von einigen Millimetern Höhe enthielten. Die Gläser, welche ich zu diesen und den folgenden Versuchen benützte, standen in einer mit Wasser gefüllten Blechschale und waren mit einem großen Glassturz überdeckt, den ich mit feuchtem, dunkelm Fließpapier ausgekleidet hatte, so daß nur ein stark gedämpftes Licht zu den Kulturen gelangen konnte. Nach 3 Wochen[1]) hatte sich die Wurzelbildung ganz oder doch vornehmlich auf die Basis und deren nächste Nähe beschränkt. So zeigte ein 24 cm langer Sproß an der 1 cm langen basalen Partie: eine Wurzel von 14 cm Länge, eine von 12 cm, zwei von 10 cm, eine von 7 cm, zwei von 4,5 cm, eine von 4 cm, im Ganzen 8 Wurzeln von 66 cm Länge. Eine weitere Wurzel von 9 cm Länge befand sich 4 cm über der Basis. An der Spitze, bezw. 4 cm unterhalb hatten sich 2 Sprosse von 4, bezw. 12 cm Länge entwickelt.

Ein 25 cm langer Sproß hatte ausgebildet: an der Basis zwei Wurzeln von je 6 cm Länge, 6 cm über der Basis zwei Wurzeln von je 3 cm und 14 cm über der Basis vier Wurzeln von je 3,5 cm, an der Spitze zwei Sprosse von 9 und 11 cm. Bei den übrigen Stecklingen war die Wurzelbildung auf die Basis oder deren nächste Nähe beschränkt.

II. 11—22 cm lange Stengelstücke kamen umgekehrt in Gläser zu stehen, die genau wie in I. beschaffen waren. Nach 3 Wochen war die Wurzelbildung auch hier ganz oder vornehmlich auf die Basis und deren nächste Nähe beschränkt. Als Beispiel sei ein Sproß von 22 cm Länge angeführt, der an der Basis fünf Wurzeln von zusammen 19 cm Länge ausgebildet hatte, 1 cm unter der Basis eine Wurzel von 2 cm, 13 cm unter der Basis eine Wurzel von 1,5 cm, in der Nähe der Spitze zwei Sprosse von 2,5 und 4 cm Länge. In allen übrigen Fällen war die Wurzelbildung noch viel deutlicher auf die basale Partie lokalisiert.

III. 7—16 cm lange Stengelstücke kamen aufrecht in Gläser zu stehen, die wie in I. beschaffen, aber bis zur halben Stengelhöhe mit Leitungswasser gefüllt waren. Nach einer Woche waren die basalen Partien auf mehrere Zentimeter faul, Wurzeln hatten sich nicht gebildet.

IV. 9—15 cm lange Stengelstücke kamen umgekehrt in Gläser zu stehen, die ebenfalls bis zu halber Stengelhöhe Leitungswasser enthielten. Nach einer Woche waren die apikalen Partien mehrere Zentimeter weit in Fäulnis übergegangen; ein Sproß hatte am basalen Ende eine 1,6 cm lange Wurzel gebildet.

V. Stengelstücke, die in aufrechter oder umgekehrter Stellung beinahe vollständig in gewöhnliches oder vorher ausgekochtes Leitungswasser gebracht wurden, gingen in der Regel bald in Fäulnis über, ohne Wurzeln gebildet zu haben.

VI. 18—19 cm lange Stengelstücke kamen aufrecht auf $^3/_4$

[1]) Diese wie auch die übrigen Versuche begannen Mitte Juli.

Länge in Wasser zu stehen, durch welches von Zeit zu Zeit ein Luftstrom geleitet wurde. Nach 3 Wochen hatte ein Stengel unter Wasser, aber in der Nähe der Oberfläche eine 1,5 cm lange Wurzel ausgebildet und an der Spitze 2 Sprosse von je 2 cm Länge. Ein anderer Stengel hatte unter denselben Bedingungen an der Spitze einen kräftigen Sproß erzeugt, auf der ganzen Länge aber keine Wurzel gebildet.

VII. 16—17 cm lange Stengelstücke werden wie in VI. behandelt, aber umgekehrt aufgestellt. Nach 3 Wochen zeigten die basalen Partien eine reiche Wurzelbildung. Als Beispiel sei ein 17 cm langer Sproß erwähnt, der am basalen Ende von der Schnittfläche bis 1 cm hinter derselben 13 Wurzeln aufwies mit einer Gesamtlänge von 113 cm; die übrige Stengelpartie war wurzellos.

VIII. 14—17 cm lange Stengelstücke wurden in feuchter Luft aufrecht aufgehängt. Nach 3 Wochen hatte das basale Ende zahlreiche Wurzeln gebildet. So zeigte ein Stengelstück an der Basis 6 Wurzeln von zusammen 16 cm Länge und 2 cm über der Basis eine Wurzel von 2 cm Länge; die Spitze hatte einen 0,5 cm langen Sproß entwickelt.

IX. Stengelstücke von der gleichen Beschaffenheit wie in VIII. wurden in feuchter Luft umgekehrt aufgehängt. Nach 3 Wochen wies die Basis jeweils 6—8 Wurzeln auf, die jedoch wegen des geringen Feuchtigkeitsgehaltes der Luft im oberen Teil des Glases die Länge eines Zentimeters kaum überschritten und am Vertrocknen waren. Die apikalen Partien trugen keine Wurzeln, obschon sie in viel feuchterer Luft sich befanden.

X. 12—16 cm lange Stengelstücke wurden in feuchter Luft über einer Wasserfläche horizontal aufgehängt. Nach 3 Wochen hatten sich zahlreiche Wurzeln ausgebildet, wiederum hauptsächlich an der Basis. Ein 12 cm langes Stengelstück zeigte an der Basis 5 Wurzeln von zusammen 15 cm Länge, 2,5 cm hinter der Basis 2 Wurzeln von zusammen 4 cm Länge, 10 cm hinter der Basis, an einer Stelle, die durch den Aufhängefaden stark feucht gehalten war, eine Wurzel von 1 cm Länge; die Spitze trug einen Sproß von 8 cm Länge. Ein 16 cm langes Stengelstück wies an der Basis 6 Wurzeln auf von zusammen 26 cm Länge, 1 cm hinter der Basis 2 Wurzeln von zusammen 14 cm Länge, 3 cm hinter der Basis 1 Wurzel von 2 cm Länge, 4 cm hinter der Basis 3 Wurzeln von zusammen 14 cm Länge, 9 cm hinter der Basis 1 Wurzel von 6 cm Länge; die Spitze hatte 3 kurze Sprosse entwickelt.

XI. An Topfpflanzen macht man nicht selten die Beobachtung, daß schwache Stengel über den Topfrand herabhängen und sich durch eine scharfe Krümmung wieder nach oben wenden. Die Krümmungsstelle besteht dann aus einem U-förmig gebogenen Stück, dessen basaler Schenkel oft um die Hälfte dünner ist als der apikale. Derartige U-stücke, von 6—10 cm Schenkellänge, wurden umgekehrt mit ihren Enden auf 2 cm in Wasser gestellt und in den feuchten Raum gebracht. Nach 3 Wochen hatten die 3 Versuchsstücke

folgendes Aussehen: Stück a zeigte an der dünnen Basis 5 Wurzeln von zusammen 15 cm Länge, an der dickeren Spitze einen Sproß von 7 cm Länge; die Krümmungsstelle wies einen Sproß von 3 cm Länge auf; eine Wurzel, die in der Nähe sich entwickelt hatte, war bald vertrocknet. Stück b besaß an der dünnen Basis 5 Wurzeln von zusammen 17 cm Länge und an der Krümmung einen Sproß von 6 cm Länge. Stück c zeigte an der dünnen Basis 4 Wurzeln von zusammen 16 cm Länge, an der doppelt so dicken Spitze einen Sproß von 8 cm Länge; eine Wurzel, die an der Krümmungsstelle sich entwickelt hatte, war vertrocknet.

Aus den mitgeteilten Beobachtungen geht hervor, daß bei der Wurzelbildung an Stengeln von *Impatiens Sultani* die Polarität deutlich zum Ausdruck kommt. Eine Abhängigkeit der Wurzelbildung von äußeren Faktoren ist allerdings auch hier nicht zu verkennen. Vor allem tritt die Bedeutung des Sauerstoffes und der Feuchtigkeit deutlich zutage, Agentien, deren Einfluß von Vöchting schon in seiner Arbeit über Organbildung im Pflanzenreich einer eingehenden experimentellen Prüfung unterzogen worden war. Der Kontakt mit dem feuchten Filtrierpapier oder dem feuchten Faden ist es offenbar, der in Versuch I, II und X noch in ziemlicher Entfernung von der Basis Wurzeln sich bilden ließ; doch wird aus inneren Ursachen die Entstehung der Wurzeln in der basalen Partie immer in klarster Weise gefördert, mögen die Feuchtigkeitsverhältnisse auch noch so sehr die umgekehrte Verteilung begünstigen.

Die Notwendigkeit des Sauerstoffs ergibt sich aus den Versuchen III, IV, V, VI und VII. In allen Fällen war das Bestreben der Sprosse leicht erkennbar, die Wurzeln so nahe als möglich an der Basis zu entwickeln. Der innere Gegensatz ließ an dem apikalen Ende keine Wurzeln entstehen, wenn dieses auch noch so sehr gegenüber der basalen Strecke begünstigt war. Erlaubte der Sauerstoff die Wurzelbildung nur in der Spitzenregion, so unterblieb sie ganz. Die Beobachtung, welche die vorstehenden Versuche veranlaßte, ist wahrscheinlich auf das Fehlen genügender Sauerstoffmengen in tieferen Wasserschichten zurückzuführen.

Zur Frage nach der Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen.

Von

A. Ursprung.

Obschon die Versuche über die Frage nach der Beteiligung lebender Zellen beim Saftsteigen ziemlich zahlreich geworden sind, ist es doch noch nicht geglückt, eine Übereinstimmung der Ansichten herbeizuführen. Ein vollständig zwingender Beweis für die Beteiligung oder Nichtbeteiligung lebender Zellen an der Hebungsarbeit ist eben noch nicht erbracht, und so können denn verschiedene Autoren in der Bewertung der vorliegenden Versuchsresultate abweichender Meinung sein. Aber nicht nur in der Deutung der Tatsachen, sondern auch bezüglich der Tatsachen selbst ist eine völlige Übereinstimmung noch nicht erreicht, obschon es nicht schwer fallen kann, durch eine gewissenhafte Nachprüfung hier Abhilfe zu schaffen.

Im Jahre 1905 bestritt Dixon[1]) die von mir gegebene Deutung meiner Abtötungsversuche. Durch die Nachprüfung seiner Experimente vermochte ich jedoch die Richtigkeit seiner Anschauungen nicht zu bestätigen[2]) und aus den Rezensionen ging hervor, daß auch von völlig unbeteiligter Seite die Beweisführung Dixons als verfehlt betrachtet wurde. Trotzdem hielt Dixon auch in späteren Publikationen seine Ansicht aufrecht. Später stellte dann Roshardt[3]) viele Versuche vornehmlich mit Krautpflanzen an. Trotz der großen Zahl der Experimente und der Verschiedenartigkeit des Versuchsmaterials vermochte er keine Anhaltspunkte zu gewinnen, welche die Anschauung Dixons hätten

[1]) Dixon, Note on the supply of water to leaves on a dead branch. (Scient. Proc. of the royal Dublin Soc. Vol. XI. (N. S.). 1905. p. 7.)

[2]) Ursprung, Über die Ursache des Welkens. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. Bd. 21. 1907. p. 67.)

[3]) Roshardt, A., Über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen bei Pflanzen von niedrigem Wuchs. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. Bd. 25. p. 243.)

stützen können. Speziell zeigte es sich in 800 Versuchen mit völliger Übereinstimmung, daß unter der abgetöteten Strecke die Gewebe durchaus lebensfrisch und entwicklungsfähig blieben, und daß somit die gegenteilige Angabe Dixons auf einem Irrtum beruhen oder auf irgend eine andere zufällige Erscheinung zurückzuführen sein muß.

Würden tatsächlich in der abgetöteten Zone Giftstoffe gebildet, dann wäre allerdings — hierin stimme ich mit Dixon völlig überein — ein baldiges Absterben der benachbarten Gewebe zu erwarten. Die Blattstiele und Stengel oberhalb und unterhalb der toten Strecke blieben aber stets noch lange turgeszent, nachdem die Blätter bereits deutlich welk waren; die unter der toten Strecke gelegenen Teile konnten unter Umständen während der ganzen Dauer der Beobachtungen frisch bleiben. Es ist dies ein Resultat, das ich selbst bei zahlreichen Experimenten festgestellt hatte und das dann Roshardt für nicht weniger als 800 Versuche bestätigt fand. Bei Ausführung der Abtötung kann es allerdings, je nach der angewandten Methodik, mehr oder weniger leicht vorkommen, daß auch benachbarte Sproßpartien leiden und in der Folge absterben; hierin liegt eine Fehlerquelle, die leicht ein anderes Versuchsresultat vorzutäuschen vermag. Da der Wassermangel zuerst bei den Blättern sich fühlbar machen muß, so ist es nach meinem Standpunkte selbstverständlich, daß auch sie zuerst welken, und weil das unter der toten Zone gelegene Stengelstück am wenigsten Wasser abgibt, so steht zu erwarten, daß es auch am längsten frisch bleibt. Die Untersuchungen von Roshardt und mir haben für dieses Verhalten eine solche Fülle von Bestätigungen erbracht, daß neue Versuche wirklich überflüssig erscheinen. Trotzdem sei hier ein neueres Experiment mit *Impatiens* angeführt, weil der krautige, saftige Stengel den Übergang von lebendem zu totem Gewebe besonders deutlich erkennen läßt. Der Stengel wurde auf eine gewisse Strecke mit Wasserdampf abgetötet; die apikale Partie welkte in bekannter Weise und die abgetötete Zone schrumpfte zuletzt zu einem dünnen, dürren Strang zusammen. Die basalen Partien dagegen waren noch nach Wochen vollständig turgeszent geblieben und die dicke, fleischige Stengelstrecke grenzte sich scharf von der darüberliegenden ab. Die Folgen einer Vergiftung hätten sich hier auch dem ungeübtesten Beobachter an dem Nachlassen der Turgeszenz deutlich bemerkbar machen müssen

Zur Stütze seiner Ansicht führte Dixon Versuche mit *Syringa* aus, indem er an einer Gabelung den einen Ast oder an einem unverzweigten Ast die Spitzenpartie mit heißem Wasser abtötete und nach Anbringen einer Schnittfläche in kaltes Wasser stellte. Es sollen dann an dem intakt gelassenen Gabelast bezw. an der intakten Basalpartie des unverzweigten Astes in wenigen Tagen die Blätter gewelkt sein. Von diesen Experimenten habe ich bereits vor einigen Jahren das zweite wiederholt und zwar, da mir damals *Syringa* nicht zur Verfügung stand, mit *Impatiens*. Eine schädigende Wirkung der Abtötung auf die basalen Blätter war jedoch nicht zu beobachten, dagegen stellte sich alsbald Welken

ein, nachdem ein abgeschnittenes Sproßende in eine wirkliche Giftlösung eingetaucht worden war. Da nun Dixon auch neuerdings an seinen Angaben festhält und da Overton in seiner gleich zu besprechenden Arbeit dieselben ebenfalls erwähnt, so glaubte ich bei *Syringa* ein abweichendes Verhalten annehmen zu müssen. Um mir ein eigenes Urteil bilden zu können, wiederholte ich die Experimente in folgender Weise: Am 6. Juli wurden 11 Zweigenden von *Syringa,* 6 von *Philadelphus,* 2 von *Sambucus,* 1 von *Symphoricarpus* auf 30—40 cm mit kochendem Wasser abgetötet; hierauf brachte ich eine Schnittfläche an und tauchte die Enden in Gefäße mit kaltem Leitungswasser. Am 24. Juli zeigten die Äste folgendes Bild: In allen Fällen waren sämtliche basale Blätter genau so beschaffen, wie die Blätter an nicht abgetöteten Zweigen. Drei Ausnahmen allerdings schienen bei *Syringa* vorhanden zu sein, indem an drei Zweigen die der toten Partie zunächst gelegenen Blätter zum Teil dürr waren. Da aber in allen übrigen Fällen auch jene Blätter, die schon 1 cm hinter der toten Strecke inseriert waren, völlig turgeszent blieben, da ferner auch in den Ausnahmefällen die Achselknospen der betreffenden Blätter sich zu 1—10 cm langen, durchaus gesunden Trieben entwickelt hatten, so konnte das partielle Verdorren der fraglichen Blätter nur auf ein unvorsichtiges Manipulieren beim Abtöten zurückzuführen sein. Ich komme somit nach Prüfung von Dixons eigenen Versuchspflanzen zu demselben Schlusse wie früher, und es sind Dixons Resultate, falls anderweitige Beschädigungen nicht vorkamen, wohl dadurch zu erklären, daß bei dem Abtöten nicht mit genügender Vorsicht vorgegangen wurde und daß somit Gewebe schon gelitten hatten, die Dixon noch für intakt hielt. — Allein schon früher, als ich mit *Syringa* noch nicht experimentiert hatte und Dixons Angaben für richtig hielt, schrieb ich, daß derartige Experimente mehrdeutig sind und sich schon deshalb nicht als Beweis für eine Giftwirkung gebrauchen lassen. Nach dem negativen Ausfall der Nachprüfungsversuche könnte ich zwar die Sache auf sich beruhen lassen, es dürfte aber trotzdem nicht unangebracht sein, auf eine Erscheinung hinzuweisen, die unter Umständen bei einem derartigen Vorgehen auftreten kann. Vöchting[1]) gibt an, daß Zweige von *Salix alba vitellina,* die gebogen und an beiden Enden in Wasser getaucht wurden, sich zwar bewurzelten, zuletzt aber doch abstarben, indem sie zuerst am Scheitelende schwarz wurden. Ein analoges Verhalten ist unter diesen und ähnlichen Bedingungen oft zu beobachten; es sucht die Pflanze die durch den Eingriff gestörte natürliche Ordnung der Dinge wiederherzustellen; gelingt ihr dies, wenn auch nur teilweise, so bleibt sie erhalten, gelingt es ihr nicht, so stirbt sie ab.

Um über das Verhalten von *Syringa* vollständig sicher zu sein, wiederholte ich an anderen Stöcken die Versuche mit acht weiteren Zweigen. Die Abtötung der Zweigenden erfolgte diesmal

---

[1]) Vöchting, Über Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. (Bot. Ztg. Jahrg. 64. 1906. p. 101.)

mit großer Vorsicht, so daß eine Beschädigung von Blättern, die weiter unten inseriert waren, nicht vorkommen konnten. 7 Kontrollzweige wurden nach Abschneiden der Spitzenpartie in Leitungswasser gebracht. Nach 14 Tagen waren alle Blätter der Versuchszweige ohne Ausnahme durchaus turgeszent, wenn sie auch nur 1 cm unter der toten Strecke saßen. Ein Unterschied zwischen den Blättern der Versuchs-, Kontroll- und gewöhnlichen Zweige ließ sich nicht feststellen. Auch die Achselknospen hatten in nächster Nähe der toten Spitzenpartie sehr kräftig sich entwickelt. Von einer Vergiftung konnte somit keine Rede sein.

Nach diesen Erfahrungen schien es mir überflüssig, die Abtötung mit Gabelästen zu wiederholen. Wir haben ja gesehen, daß keine Giftstoffe aus den toten in die lebenden Teile wandern und daher auch nicht aus einer toten in die lebende Gabelhälfte eintreten können. Das anderslautende Ergebnis Dixons muß auf irgend einem Versehen beruhen und wird wahrscheinlich darauf zurückzuführen sein, daß beim Abtöten der einen Gabelhälfte auch die andere mit dem heißen Wasser oder Wasserdampf in Berührung gekommen war.

In letzter Zeit ist nun der experimentelle Weg von J. B. Overton[1]) in zwei Arbeiten weiter verfolgt worden. Er experimentierte ausschließlich mit *Cyperus;* als ganz besonders geeignet wird *Cyperus alternifolius* angegeben. Overton kommt zum Schlusse, daß über eine 5—10 cm lange abgetötete Zone des Halmes 90 Tage lang ausreichende Wassermengen geleitet wurden und daß sogar neue Sprosse sich entwickeln konnten. Setzen wir zunächst dieses Resultat als richtig voraus, dann folgt daraus natürlich nicht, daß das Saftsteigen allgemein auch ohne lebende Zellen geschieht, denn die Untersuchung beschränkt sich ja auf *Cyperus.* Aber nicht einmal für diese Pflanze wäre ein solcher Schluß erlaubt, weil eben nicht der ganze Halm, sondern nur eine Teilstrecke abgetötet war. Unsere Untersuchungen haben jedoch schon längst gezeigt, daß verschiedene Spezies, und wohl auch dieselben Spezies, zu verschiedenen Zeiten sehr verschieden empfindlich sind und daß den rein physikalischen Kräften eine Rolle zukommt, die unter besonderen Umständen sehr wohl eine besondere Bedeutung erreichen kann.

Doch sehen wir uns die Versuche Overtons etwas genauer an. Er tötete mit Wasserdampf den Halm auf 5—30 cm und fand die Involukralblätter 5—18 Tage turgeszent, während abgeschnittene und in Wasser gestellte Halme nicht über 9 Tage turgeszent blieben und beim Nichteinstellen in Wasser schon innerhalb 24—48 Stunden welkten. Je länger die tote Strecke war, um so rascher welkten und verdorrten die Blätter. Diese Resultate haben nichts auffälliges; sie bestätigen, daß nach dem Abtöten die Wasserzufuhr bald unzureichend wird. Overton fand in den Gefäßen Verstopfungen und hält es für möglich, daß das Welken auf sie zu-

[1]) Overton, J. B., Studies on the relation of the living cells to transpiration and sap-flow in Cyperus. I and II. (Bot. Gaz. 51. p. 28 u. 102.)

rückzuführen sein könnte. Diese Möglichkeit ist zweifellos in Betracht zu ziehen, ob sie sich aber tatsächlich verwirklicht findet, hätte eben näher geprüft werden sollen, was Overton leider unterließ.

In partiell abgetöteten Sproßachsen treten, wie schon längst bekannt,[1]) mit der Zeit gewöhnlich Verstopfungen auf; es ist das eine Erscheinung, die sich teleologisch leicht erklären läßt. Die Verwertbarkeit der Abtötungsversuche für die Frage nach der Beteiligung lebender Zellen beim Saftsteigen hängt nun unter anderem davon ab, ob Verstopfungen vor dem Welken eintreten oder nicht. Bei der Prüfung mit Hilfe des Mikroskopes wird es zweifellos kaum möglich sein, alle Verstopfungen aufzufinden, trotzdem scheint mir das Mißtrauen, welches man von gewisser Seite dieser Methodik entgegenbrachte, nicht berechtigt; die Pflanze ist ja imstande, durch eine kleine lebende Querschnittspartie des Holzes genügend Wasser zu leiten, eine Verstopfung der Mehrzahl der Leitbahnen wird einem aufmerksamen Beobachter aber nicht entgehen können. Immerhin war eine Kontrolle der anatomischen Befunde auf anderem Wege wünschenswert. Roshardt[2]) bestimmte daher den Filtrationswiderstand in lebenden und partiell abgetöteten Stengeln von *Aristolochia*, *Lonicera* und *Lycium*, konnte jedoch keinen Unterschied nachweisen. Dixon[3]), der mit ganz abgetöteten Zweigstücken von *Syringa* experimentierte, kam zu demselben Resultat. Da es sich hier um eine Frage von grundlegender Bedeutung handelt, so ließ ich eine größere Zahl von Filtrationsversuchen mit Fagusästen ausführen; sie lieferten das gleiche Ergebnis. Auch Experimente mit *Corylus*, *Fraxinus* etc. führten zu demselben Resultat. An dieser Stelle mögen die Zahlenwerte eines neuen Versuches mit *Robinia Pseudacacia* Platz finden. Am 3. Juli wurde ein Zweig von 60 cm Länge auf 40 cm mit Wasserdampf abgetötet; an jedem Ende blieben 10 cm lebend. Vor dem Abtöten filtrierten durch den Zweig 4 cm^3 pro Viertelstunde, eine halbe Stunde nach dem Abtöten filtrierten 7,1 cm^3 pro Viertelstunde, 2 Tage nachher filtrierten 1,5 cm^3 pro Viertelstunde. Durch einen 30 cm langen, nicht abgetöteten Kontrollast filtrierten am 3. Juli

---

[1]) Wenn Overton (l. c. p. 57) schreibt, daß ich bei meinen Versuchspflanzen keine Verstopfungen fand, so ist dies unrichtig. Es wurden freilich Verstopfungen nachgewiesen und ihre Bedeutung mehrfach diskutiert, worüber man die Versuchsprotokolle nachsehen mag. — Einen ganz falschen Eindruck bekommt der Leser aus dem Referat über Overtons Arbeit in der Naturw. Rundschau. 1911. p. 328. Es heißt dort: „In der getöteten Region selbst sind diese Verstopfungen nicht nachzuweisen, wodurch sich die negativen Angaben anderer Forscher erklären.“ Hieraus muß man schließen, daß die „anderen Forscher“ nur in der getöteten Region nach Verstopfungen suchten, während doch tatsächlich neben der toten Zone vor allem auch die Übergangszonen zwischen lebendem und totem Gewebe einer genauen Prüfung unterzogen wurden. Vergl. Ursprung, Abtötungs- und Ringelungsversuche an einigen Holzpflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44. 1907. p. 287 ff.), sowie Ursprung, Die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42. p. 520 ff.).

[2]) Roshardt, l. c. p. 112.

[3]) Dixon, Vitality and the transmission of water through the stemsof plants. (Bot. School of Trinity College. Dublin. Vol. 2. 5.)

6,3 cm^3 pro Viertelstunde, nach 2 Tagen aber nur noch 0,2 cm^3 pro Viertelstunde. Da die Schnittflächen an beiden Ästen gleich oft und auf gleiche Weise erneuert wurden, so läßt sich aus den angegebenen Zahlen jedenfalls schließen, daß die Abtötung während der Beobachtungszeit den Filtrationswiderstand nicht vergrößerte. Abtötungsversuche an Robiniaästen, die vom Stamme nicht losgetrennt wurden, hatten aber gezeigt, daß die Beobachtungszeit vollauf genügte, um die Blätter zu deutlichem Welken zu bringen.

Dixon hatte ferner versucht zu zeigen, daß die Abtötung auf Giftwirkung beruht, indem er Syringaäste in ein filtriertes Dekokt von Syringazweigen stellte. Das nach 2 Tagen erfolgende Welken schrieb er der Giftwirkung des Dekoktes zu. Dixon ist hier offenbar das Opfer eines Irrtums geworden, indem meine Wiederholung derartiger Versuche mit *Impatiens* deutlich zeigte, daß das Welken nicht auf Vergiftung, sondern auf Verstopfung der Leitbahnen beruht. Auch Overton stellte ähnliche Experimente mit *Cyperus* an und konstatierte ebenfalls Verstopfungen.[1])

Zur Prüfung der Annahme Dixons, daß die Abtötung auf Giftwirkung beruht, brachte Overton Pflanzen in eine Nährlösung, welcher sterilisiertes Dekokt beigegeben war; er beobachtete nach 3—5 Tagen Welken. Meine Experimente mit *Impatiens* waren anders ausgefallen. Bewurzelte Pflänzchen in Dekokt gestellt, sowie eingetopfte Exemplare mit Dekokt begossen, ließen während der Versuchszeit keine Schädigung beobachten. Bei wurzellosen, in Dekokt stehenden Exemplaren konnte das Welken nicht auf Vergiftung beruhen, da sich die Pflanzen nach Entfernung der verstopften Partie im feuchten Raum bald wieder erholten. Worauf diese abweichenden Resultate zurückzuführen sind, läßt sich zur Zeit nicht mit Bestimmtheit sagen. Es ist ja nicht ausgeschlossen, daß verschiedene Pflanzen in dieser Hinsicht sich verschieden verhalten. Man darf aber nicht vergessen, daß auch die beste Nährlösung schädigt, wenn sie zu konzentriert genommen wird; ein ähnliches Verhalten von zu konzentriertem Dekokt wäre gar nicht auffällig. Man muß also bei derartigen Experimenten etwas vorsichtig sein, wenn man sich nicht der Gefahr aussetzen will, einen Schluß zu ziehen, der einem „Beweise" für die Giftigkeit vorzüglicher Nährlösungen gleichkommt. Die Kontrollversuche sind überhaupt, wenn sie beweiskräftig sein sollen, so anzustellen, daß sie den bei der Abtötung vorhandenen Bedingungen nach Möglichkeit sich nähern. Aus diesem Grunde änderte ich die Methodik folgendermaßen ab: Zwei Buchenäste wurden auf je 50 cm

---

[1]) Daß ich die Verstopfung der Leitungsbahnen in den Versuchen Dixons bakterieller Tätigkeit zugeschrieben haben soll — wie Overton angibt —, ist unrichtig. Ich schrieb l. c. 1. 2: „und fand die Gefäße oft auf die ganze Länge des abgeschnittenen Stückes mit braunen Massen verstopft," und l. c. p. 8: „Ich habe . . . . . in den Gefäßen des welkenden Sprosses außerordentlich zahlreiche und außerordentlich deutliche Verstopfungen gefunden, und als ich die verstopfte Partie abschnitt und den Sproß in Wasser stellte, wurde er wieder turgeszent."

Länge mit Wasserdampf abgetötet und durch die abgeschnittene tote Strecke Leitungswasser filtriert. Die apikalen lebenden Aststücke stellte ich in das Filtrat und erneuerte von Zeit zu Zeit die Schnittflächen, um ein Welken durch Verstopfung so gut als möglich zu verhindern. Zwei annähernd gleich beschaffene, aber völlig intakte Kontrolläste wurden abgeschnitten und kamen in Leitungswasser zu stehen; auch bei ihnen fand zu gleicher Zeit eine Erneuerung der Schnittflächen statt. Würde das Absterben auf Giftwirkung beruhen, dann hätte es offenbar bei den im Filtrat stehenden Ästen früher erfolgen müssen; tatsächlich blieben aber alle vier Äste eine Woche lang turgeszent, dann begannen die in Wasser stehenden zu welken und zu vertrocknen und etwas später auch die anderen. Von einer Giftwirkung war somit absolut nichts zu bemerken.

In etwas anderer Weise verfuhr ich mit *Robinia Pseudacacia*. Zwei am Stamm befindliche Äste wurden an der Basis auf je 80 cm eine halbe Stunde lang mit Wasserdampf abgetötet. Nach 2 Tagen, als deutliche Spuren des Welkens vorhanden waren, schnitt ich die Äste unterhalb der abgetöteten Zone ab und preßte im Laboratorium durch die Schnittfläche Leitungswasser. Da die Laboratoriumsluft sehr trocken war, so führte ich die Blätter in einen mit feuchtem Fließpapier ausgekleideten Raum. Nach einem Tag hatten jene Blätter, bei denen der Welkungsprozeß noch nicht zu weit vorgeschritten war, die Turgeszenz wieder erreicht. Wäre das Welken auf Vergiftung zurückzuführen, so hätte es beim Einpressen von Wasser durch die tote Zone natürlich nicht abnehmen können, sondern umgekehrt zunehmen müssen. Lebende Äste, die sofort nach dem Abschneiden in Wasser gestellt und in der Laboratoriumsluft belassen wurden, welkten nach wenigen Stunden und waren nach einem Tage dürr. Auf ähnliche Art behandelte ich einen 30 cm langen Impatienssproß. Es wurde eine Strecke von 18 cm mit Wasserdampf abgetötet und nach dem Welken der Blätter der Sproß einige Zentimeter unterhalb der toten Zone abgeschnitten. In die Schnittfläche preßte ich Leitungswasser mit einem Überdruck von einigen Zentimetern Wasser; die Blätter ragten in eine feuchte Atmosphäre. Auch hier war nach einem Tag die frühere Turgeszenz wieder annähernd erreicht.

Noch auf einem dritten Wege, welcher der bei den Abtötungsversuchen verwendeten Methodik noch näher kommt, versuchte ich die in Rede stehende Frage zu prüfen. 3 Fagusäste, von denen jeder ca. 300 Blätter trug, wurden an der blattlosen Basis auf 40 cm mit Wasserdampf abgetötet, doch so, daß etwa ein Drittel des Querschnittes der behandelten Partie lebend blieb. Die Abtötung erfolgte am 19. Juni. Am 12. Juli waren die Äste 1 und 3 völlig turgeszent, Ast 2 dagegen begann zu dorren. Die anatomische Untersuchung zeigte, daß bei Ast 2 die Abtötung an einer Stelle zu weit getrieben worden war, so daß zuletzt der ganze Querschnitt auf eine gewisse Strecke keine lebenden Zellen mehr aufwies. Bei Ast 1 bestand in der abgetöteten Zone etwa ein Drittel des Querschnittes aus lebendem Gewebe. Die Blätter des dritten

Astes waren am 24. Juli, als ich diese Zeilen niederschrieb, noch vollständig turgeszent. Wären in den abgetöteten Zonen Giftstoffe gebildet worden, so hätten die Blätter offenbar leiden müssen, denn aus früheren Versuchen geht deutlich hervor, daß durch die abgetöteten Partien Wasser geleitet werden kann.

Diese neuen Versuche führen uns also, gleich den schon früher erwähnten,[1]) zu dem Schlusse, daß das Welken und Verdorren der Blätter nicht auf Vergiftung, sondern auf Wassermangel zurückzuführen ist.

Overton gibt ferner an, daß es ihm geglückt sei, durch eine geeignete Versuchsmethodik zu beweisen, daß auch über abgetötete Stengelpartien genügend Wasser wandern kann. Es wurde zu dem Zwecke der Stengel zunächst auf eine gewisse Länge mit heißem Paraffin oder Wachs umgeben und gefunden, daß die Blätter fast dreimal länger ausdauerten als bei der Behandlung mit Wasserdampf. Overton[2]) sagt nun wohl: „there can be no doubt that the treated portions were killed by the hot wax", allein meine früheren Erfahrungen hatten mich in dieser Beziehung etwas mißtrauisch gemacht. Denn manchmal glaubte ich bei vielfach variierter Versuchsmethodik ähnliche Resultate erzielt zu haben wie Overton, die Nachprüfung zeigte aber stets, daß die Abtötung nicht vollständig gewesen war. Bekanntlich genügt ja aber auch eine kleine lebende Querschnittspartie zur Leitung relativ großer Wassermengen, so daß man in dieser Hinsicht sehr vorsichtig sein muß. Ich habe die Versuche Overtons in der Weise wiederholt, daß ich an bewurzelten Pflanzen von *Urtica dioica* und *Cyperus alternifolius* den Stengel auf 10—15 cm mit Paraffin tötete, indem ich entweder den Stengel in eine Schale mit heißem Paraffin genügend lange einbog, oder aber den Stengel mit einem unten verschlossenen Glasrohr umgab, das heißes Paraffin enthielt und längere Zeit auf hoher Temperatur erhalten wurde. Der Erfolg war immer derselbe: *Cyperus* begann nach 1 Tag, *Urtica* nach 1—2 Tagen zu welken und bald darauf zu verdorren. Overton hatte also offenbar nicht vollständig abgetötet. Ein ähnliches Resultat wie Overton mit Paraffin erhielt ich übrigens bei einem Versuch mit *Urtica* mit Wasserdampf, die Blätter blieben auffallend lange turgeszent; die mikroskopische Untersuchung wie auch die Wiederholung des Versuches zeigten jedoch, daß in der Umgebung der Gefäßbündel Zellen lebend geblieben waren.

Die frappantesten Erfolge will Overton mit Pikrinsäure, Kupfersulfat und anderen Giften erzielt haben. Der Stengel wurde mit einem Glasrohr umgeben, das die zu prüfenden Flüssigkeiten enthielt. „From these experiments with picric acid, alcohol, and $CuSO_4$, we see that it is possible to kill a portion of the stem without completely disorganizing the killed stretch and without interfering with its conducting capacity."[3]) Bei Abtötung eines

---

[1]) Ursprung, A., Über die Ursache des Welkens. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. Bd. 21. 1907. p. 67.)

[2]) Overton, l. c. p. 61.

[3]) Overton, l. c. p. 105.

Stengels mit Kupfersulfat auf 10 cm Länge sollen die Blätter 3 Monate turgeszent geblieben sein.

Zur Nachprüfung verwendete ich Pikrinsäure. Ein intakter Cyperushalm wurde auf 3 cm Länge mit Pikrinsäure umgeben; die Blätter blieben turgeszent. Ein ähnlicher Cyperushalm wurde gleich behandelt, die Epidermis und wohl auch noch angrenzende Zellen aber vorher entfernt; die Blätter fingen nach 2 Tagen an zu welken und zu dorren. Einige andere stärkere Cyperushalme umgab ich auf 7 cm Länge mit Pikrinsäure- oder Kupferchloridlösung, bald wurden die Halme an der betreffenden Stelle nicht verletzt, bald der periphersten Schichten beraubt und eventuell auch noch mit einem Längsschnitt versehen. Das Absterben erfolgte bei den Pflanzen mit verletzten Halmen in der Regel nach 1—2 Tagen, in einem Falle nach 3—4 Tagen. Blieben die Blätter turgeszent, so ließen sich in der behandelten Halmpartie lebende Zellen nachweisen. An 4 Urticapflänzchen wurde am Stengel auf ca. 4 cm Länge die Epidermis abgeschabt und ein Kreuzschnitt ausgeführt. 2 Exemplare dienten als Kontrollpflanzen und wurden nicht weiter verändert, bei den beiden übrigen bestrich ich die operierte Partie mit Pikrinsäure. Die Kontrollpflanzen blieben frisch, die mit Pikrinsäure behandelten Exemplare begannen nach 3 Tagen zu dorren. 4 weitere Urticapflänzchen unterwarf ich einer ähnlichen Behandlung, nur wurde die Epidermis nicht entfernt. Hier blieben auch die mit Pikrinsäure bepinselten Exemplare frisch, ähnlich wie in den Versuchen Overtons; die nachträgliche Prüfung zeigte jedoch, daß eine völlige Abtötung nicht stattgefunden hatte, indem zahlreiche Zellen lebend geblieben waren. — Ferner brachte ich an 2 Impatienssprossen je einen 4 cm langen Kreuzschnitt an und bestrich an dem einen Exemplar die operierte Stelle mit Pikrinsäure. Die operierte Partie wurde in beiden Fällen mit Stanniol umwickelt. Der Kontrollsproß blieb während mehrerer Wochen, so lange eben die Beobachtung dauerte, turgeszent, der andere war schon nach einem halben Tage stark welk. Diese Tatsachen zeigen wohl zur Genüge, daß die Resultate Overtons einfach einer unzureichenden Methodik zuzuschreiben sind und daß daher seine Schlußfolgerungen keine Berechtigung besitzen.

Daß die von Overton benutzte Versuchsmethode auch schon andere Forscher zu unrichtigen Schlüssen verleitet hat, ist kürzlich von Deleano[1]) nachgewiesen worden. Er machte Versuche über die Ableitung der Assimilate aus Blättern, deren Stiele gebrüht, plasmolysiert oder chloroformiert waren. Czapek glaubte gefunden zu haben, daß Plasmolyse die Ableitung nicht stört, indem er zeigte, daß von 5 prozentiger Salpeterlösung umgebene Blattstiele die Assimilate ableiten. Deleano wies dagegen nach, daß in Stielen mit intakter Epidermis selbst durch 10 prozentige Salpeterlösung keine Plasmolyse hervorgerufen wird und daß in der Spreite keine

---

[1]) Deleano, N. J., Über die Ableitung der Assimilate durch die intakten, die chloroformierten und die plasmolysierten Blattstiele der Laubblätter. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 49. 1911. p. 129.)

Salpetersäure nachgewiesen werden kann, während 5prozentige Salpeterlösung durch den abgeriebenen Stiel bis zur Spreite vordringt. Die in 5prozentiger Salpeterlösung befindlichen abgeriebenen Stielstücke waren nach 12 Stunden plasmolysiert, aber zugleich auch abgestorben, wurden also beim Einlegen in Wasser nicht mehr turgeszent. Da Czapek die Stielepidermis unversehrt gelassen hatte, so wird folglich auch keine Plasmolyse erfolgt sein.

Gifte, plasmolytisch und narkotisch wirkende Stoffe sind überhaupt bei Untersuchungen über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen nur mit großer Vorsicht zu gebrauchen. Denn entweder dringen diese Substanzen gar nicht ein und bleiben dann natürlich unwirksam, dringen sie aber ein, so gelangen sie leicht in die Leitbahnen und können dann bis zu den Blättern wandern und diese direkt schädigen. Aus diesem Grunde hatte ich bei meinen früheren Versuchen die Äste nicht auf längere Zeit mit äther- oder chloroformhaltigem Wasser umgeben, sondern sie nur rasch mit leicht verdunstenden Stoffen bepinselt. Die Gefahr, daß die Narkotika die Blätter direkt beeinflussen konnten, war dabei jedenfalls auf ein Minimum reduziert.[1]) Bezüglich des Verhaltens der welkenden Blätter bezieht sich Overton auf Schröder[2]), der ausgewachsene, gesunde Blätter von der Pflanze abtrennte und im Zimmer welken ließ. Wurden die welken Blätter in Wasser gebracht, so konnten sie unter Umständen wieder turgeszent werden und die früheren Dimensionen annehmen; war das Welken aber zu weit vorgeschritten, so trat oft nur schwache Turgeszenz ein; waren die Blätter abgestorben, so blieben sie schlaff. Blätter, die zum Teil tot waren, starben gewöhnlich allmählich weiter ab. Die meisten Objekte verfärbten sich, sobald die toten Zellen Wasser aufgenommen hatten, infolge Oxydation des Gerbstoffes. Die mikroskopische Untersuchung zeigte folgendes: Zunächst bei beginnendem Absterben Wanderung der Chlorophyllkörner an die Enden der Zellen oder auch in die Mitte; dann Abrunden der Chloroplasten, Verlust ihrer typischen Struktur und Farbe. Schließlich Abheben des Protoplasmakörpers von der Wandung der Zelle, glasiges Aussehen der Chloroplasten, Körnelung und Bräunung des Zellinhaltes und Kollaps der Zellmembranen.

Overton schreibt:[3]) „In the microscopical examinations which I have made of leaves from steamed stems, I have found many of the conditions described by Schroeder in his studies on the symptoms of death as a result of wilting, namely, the contraction of the protoplasts of the mesophyll, and the change in color and rounding ap of the chloroplasts.“ Hiernach zeigt also das mikroskopische Verhalten nichts Abnormales und es ist somit keine Veranlassung zur Annahme gegeben, daß die Blätter nicht wegen Wassermangel welken sollten.

---

[1]) Ursprung, Die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42. 1906. p. 523.)

[2]) Schröder, Über den Verlauf des Welkens und die Lebenszähigkeit der Laubblätter. Diss. Göttingen 1909.

[3]) l. c. p. 113.

Die makroskopische Beobachtung der Blätter von mit Dampf getöteten Stengeln ergab nach demselben Autor[1]) das folgende Resultat: „In some cases discoloration follows the treatment, the leaves becomig spotted . . . . .“ „When very short portions are steamed, the leaves usually wither and dry without discoloring, behaving like those on cut stems in this respect. When, on the other hand, longer portions are heated, discoloration usually follows. This fact seems to me to indicate, as Dixon maintains, that poisonous substances may be carried to the leaves from the killed portion.“ Aus der „usually“ erfolgenden stärkeren Verfärbung oder Fleckenbildung bei größerer Länge der toten Zone auf Vergiftung der Blätter zu schließen, ist offenbar wenig einleuchtend. Die Fleckenbildung beim Absterben der Blätter ist eine Eigentümlichkeit, die bei gewissen Spezies vorkommt, bei anderen fehlt, und die selbst bei derselben Spezies in mehr oder weniger starkem Grade vorhanden sein und auch ausbleiben kann, ohne daß Hitze in irgend einer Form eingewirkt hätte. Die Ursache der Fleckenbildung und ihrer Abhängigkeit von äußeren Faktoren ist noch nicht genügend untersucht, doch vermochte ich an abgetrennten absterbenden Buchenblättern bei verschiedener Behandlung[2]) das Auftreten von Flecken innerhalb ziemlich weiter Grenzen zu variieren. Hatte ich auch nicht Gelegenheit, viel mit *Cyperus* zu experimentieren, so konnte ich doch immerhin zur Genüge feststellen, daß auch solche Exemplare, die weder mit Wasserdampf, heißem Wasser oder Paraffin, noch mit Giften irgend welcher Art in Berührung gekommen waren, äußerst auffällige Verfärbungen der Blätter zeigten. Es handelt sich also hier um eine Erscheinung, die nicht in der von Overton beliebten Weise verwertet werden kann.

Bereits Roshardt bestimmte an bewurzelten Pflanzen die Änderung der Wasseraufnahme und -abgabe nach partieller Abtötung des Stengels und fand, „daß der Wassertransport sehr rasch und in bedeutendem Maße herabgesetzt wird, zu einer Zeit, wo sekundäre Veränderungen erst entstehen mußten oder ihre Wirksamkeit noch nicht in diesem Umfange entfalten konnten.“ Overton führte Transpirationsbestimmungen aus, welche zeigten, daß die Blätter nach Abtöten einer Stengelpartie mit Wasserdampf viel weniger Wasser abgaben. Dieses Resultat stimmt im großen und ganzen mit dem von Roshardt überein. Overton ermittelte ferner die Transpiration der mit Gift behandelten Pflanzen und fand „that in many cases the new rate far exceeds the normal transpiration of a plant of the same age and superficial area under the same conditions. In these cases it is plain that the tissues are ruptured so as to expose additional cell surfaces to the atmosphere.“ Die beschleunigende Wirkung gewisser Chemikalien auf die Transpiration ist bekanntlich schon von Sachs und noch früher

---

[1]) l. c. p. 52.

[2]) Ursprung, Die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42. 1906. p. 519.)

festgestellt worden. Die beobachteten Differenzen sind zumteil ganz enorm. So geben z. B. Nobbe und Siegert[1]) an, daß für Chilegerste die transpirierte Wassermenge in destilliertem Wasser 290 cm³, in einer 0,05 %-Nährlösung aber 4580 cm³, also das Sechzehnfache betragen habe. Mögen auch diese Zahlen weit über das gewöhnliche Verhalten hinausschießen, so zeigen doch zahlreiche Versuche anderer Forscher, daß verschiedene Chemikalien die Transpiration beschleunigen, wenn sie nur in der richtigen Konzentration geboten werden. Es ist selbstverständlich und geht aus den betreffenden Untersuchungen deutlich hervor, daß die vermehrte Wasserabgabe in diesen Fällen nicht auf ein Zerreißen der Gewebe zurückgeführt werden kann. Es handelt sich hier nicht um einfache physikalische Vorgänge, sondern um kompliziertere Erscheinungen.

Daß durch Wasserdampf, Gift oder auf andere Weise abgetötete Pflanzenteile mehr Wasser verlieren als lebende, ist ebenfalls schon längst bekannt. Von einem Zerreißen der Gewebe kann natürlich auch hier, wenn man einigermaßen sorgfältig verfährt, keine Rede sein, insbesondere bei der Behandlung mit Giften oder Chloroformdampf. Wenn nun Overton fand, daß abgeschnittene Pflanzen, die zuerst in ein Gift[2]) und dann in Wasser gestellt werden, stärker transpirieren als nicht mit Gift behandelte, so ist dies ein Resultat, welches sowohl nach Verwendung verdünnter Nährlösungen etc. als auch nach Abtöten der Blätter erhalten worden war. Wären die Blätter nach Abtöten des Stengels wirklich, wie Overton meint, vergiftet worden und deshalb gewelkt, so müßte offenbar die Transpiration nach der Behandlung ebenfalls zugenommen haben. Tatsächlich war aber gerade das Gegenteil der Fall. — Auch die Wasseraufnahme ist nach dem Einstellen einer abgeschnittenen Pflanze in eine giftige Lösung jedenfalls häufig viel beträchtlicher. So absorbierte ein Buchenzweig, den ich in Pikrinsäurelösung gestellt hatte, bedeutend mehr Flüssigkeit als ein ähnlicher in Wasser stehender Zweig. Ist dagegen der Stengel auf eine größere Strecke wirklich abgetötet, so geht die Wasseraufnahme rapid zurück. Es sind das Punkte, die eines näheren Studiums bedürfen, die aber mit der Frage, die uns hier in erster Linie beschäftigt, in keinem unmittelbaren Zusammenhange stehen und daher an dieser Stelle übergangen werden können.

Das wichtigste Resultat dieser Untersuchungen läßt sich dahin zusammenfassen, daß die Versuche Dixons und Overtons, das Absterben der Blätter nach partiellem Abtöten des Stengels auf Vergiftung oder Plasmolysierung zurückzuführen, nicht beweiskräftig sind; das gleiche gilt für die Behauptung Overtons, daß ausreichende Wassermengen über tote Strecken befördert werden können.

---

[1]) Nobbe und Siegert, Beiträge zur Pflanzenkultur in wässerigen Nährstofflösungen. (Landw. Versuchsstat. Bd. 6. 1864. p. 19. Zitiert nach Burgerstein, Transpiration.)

[2]) Das verschiedene Verhalten bei Anwendung verschiedener Gifte bedarf näherer Untersuchung.

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Berlin.

Band XXVIII.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 3.

1912
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 31. August 1912.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes M. 16.—.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.

Anabasis aretioïdes Moq. et Coss., eine Polsterpflanze der algerischen Sahara.
(Mit einem Anhang, die Kenntnis der angiospermen Polsterpflanzen überhaupt betreffend.)

Von

Hans Hauri.

Mit Tafel XII und XIII, 19 Abbildungen und 3 Photographien im Text.

Einleitung.

Es sind drei Gesichtspunkte, unter denen *Anabasis aretioïdes* betrachtet zu werden verdient, und die Pflanze soll demgemäß auch untersucht werden als Polsterpflanze, als Wüstenpflanze und als Vertreterin der Familie der Chenopodiaceen, die in ihrem anormalen Dickenwachstum u. a. anatomischen Punkten des Studiums wert ist.

Was den ersten Gesichtspunkt anbetrifft, so ist der Polsterwuchs eine noch relativ wenig beachtete Konvergenzerscheinung, obschon er in ziemlich vielen Familien seine typischen Vertreter hat. Das Hauptproblem, das in ihm liegt, ist die Frage, ob er eine ökologische Konvergenzerscheinung darstelle oder nur eine physiologische (vergl. Detto, p. 148). Diese Frage, die für die biologischen Theorien von großem Interesse ist, könnte nur eine speziell auch die Ökologie ins Auge fassende Behandlung der Polsterpflanzen entscheiden, aber eine solche ist noch nicht möglich, weil noch zu wenige Polsterpflanzen verschiedenster Klimate und Standorte näher, besonders auch anatomisch, untersucht sind.

Ternetz hat eine eingehende Studie über *Azorella Selago* Hook. geliefert, über sonstige Polsterpflanzen liegen aber m. W. keine solchen tiefergehenden, auch anatomischen Studien vor. Diese Arbeit will im Hinblick auf die Notwendigkeit weiterer solcher Studien den interessanten Saharavertreter der Polsterpflanzen bearbeiten. Literaturstudien über die Polsterpflanzen im allgemeinen sind im Anhang beigegeben als Vorarbeit für den zukünftigen Monographen der Erscheinung des Polsterwuchses.

Zur Kenntnis der Wüstenpflanzen dürfte jeder Beitrag willkommen sein, besonders wenn er auch einige — über diese Pflanzen noch so seltene — physiologische Notizen bringt.

Was das anormale sekundäre Dickenwachstum anbetrifft, so hat sich gezeigt, daß dasselbe noch recht manchen des Studiums bedürftigen und werten Punkt enthält. Auch sonst bieten die Chenopodiaceen besonders in ihren xerophytischen Vertretern wohl noch manches Interessante an Strukturen, wie das z. B. das Blatt der *Anabasis* zeigt.

Das Material zur Untersuchung verdanke ich Herrn Professor Dr. C. Schröter, der dasselbe zum Teil von einer Exkursion an den Rand der Sahara (Frühling 1910) mitgebracht hatte, teils mir (Januar und April 1911) von Beni Ounif kommen ließ durch die freundliche Vermittlung des Herrn Kapitän Pariel, Chef des „Bureau des affaires indigènes" in Beni Ounif. Herrn Prof. Trabut in Algier verdanke ich mancherlei Angaben. Die Untersuchungen wurden unter Leitung der Herren Prof. Dr. C. Schröter und Prof. Dr. P. Jaccard in den botanischen Laboratorien (botan. Museum und pflanzenphysiol. Institut) der eidgenössischen technischen Hochschule in Zürich ausgeführt. Meinen verehrten Lehrern erlaube ich mir meinen wärmsten Dank auszusprechen für ihre Unterstützung der Arbeit durch ihren wertvollen Rat und ihre Leitung. Für gütige Überlassung von Literatur und mancherlei Auskunft bin ich ferner verpflichtet Herrn Prof. Dr. M. Rikli und ebenso Herrn Prof. Dr. Hartwich.

Zürich, im Juli 1911.

I. Kapitel.

Systematische Stellung und geographische Verbreitung.

1. Systematische Stellung (vergl. Volkens, 1892. p. 53 und 85 ff.). *Anabasis aretioïdes* gehört innerhalb der Familie der Chenopodiaceen zur Gruppe der *Spirolobeae,* und zwar speziell zur Unterfamilie der *Salsoleae,* in dieser zur Gruppe der *Anabaseae.* Diese Gruppe wird als die vollkommenste der Chenopodiaceen aufgefaßt (vergl. Bunge, Betrachtungen. p. 2. Anm.).

Innerhalb der *Anabaseae* bildet die Gattung *Anabasis* eine Gruppe mit 3 Sektionen: *Euanabasis* Bunge, *Brachylepis* C. A. Mey. (als Gattung) und *Frediola Coss. et Dur* (als Gattung), die letztere im Gegensatz zu den andern durch nicht papillöse Diskuslappen unterschieden. Die Sektio *Frediola* weist nur eine Art auf, eben die unsrige. Sie nimmt also systematisch eine einigermaßen isolierte Stellung ein, wie auch ihre „Lebensform" (der Polsterwuchs) in ihrer engeren und weiteren Verwandtschaft m. W. nicht konstatiert wird.

2. Die Art ist auch geographisch isoliert. Nach Bunges geographischen Untersuchungen über die Verbreitung der Chenopodiaceen sind es von den Anabasisarten einzig die *Anabasis articulata* und die *A. aretioïdes,* die das westliche Mittelmeergebiet erreichen, *A. setifera* erreicht noch Ägypten, die andern Arten sind auf Asien beschränkt.

A. aretioïdes selbst besitzt einen engbegrenzten Verbreitungsbezirk und ist im wesentlichen auf den innern Teil Algiers am Nordrand der Sahara beschränkt, tritt indessen auch in diesem Gebiet nicht allgemein verbreitet, sondern mehr lokal, dann freilich oft assoziationsbildend, auf.

Als Standorte werden angegeben, auf Fels- und Kieswüste: Bis gegen Colomb-Béchar (Rikli), Ben Zireg (Flahault, Brockmann), Beni Ounif (Rikli, Schröter), Aïn-Sefra, Laghouat, zwischen Biskra und Touggourt (Battandier und Trabut, Flora von Algerien 1888—1911).

Die Distanz von Ben Zireg im Westen bis Biskra im Osten beträgt 800 km. — In Marokko fehlt sie nach Ball, in Tripolitanien, der Kyrenaika, Kufra etc. fehlt sie nach Ascherson und Schweinfurth (in Rohlfs „Kufra", 1881; nach Mitteilung von Prof. Rikli).

Bedeutung des Vorkommens für die ökologische Pflanzengeographie.

Warming in seiner „Ecology of Plants" berücksichtigt die Polsterpflanzen als eine Lebensform (spezifisch xerophytischer Art) eingehend und erwähnt sie in verschiedenen Klassen der Xerophyten (im weiteren Sinn), so besonders bei den Psychrophyten und bei den Lithophyten. Diese beiden Klassen gehören zu jenen Xerophyten, welche Standorte bewohnen, die nicht wegen Mangel an Feuchtigkeit, an atmosphärischen Niederschlägen als „trocken" bezeichnet werden, deren Klimata vielmehr durchaus nasse sind, sondern weil sie entweder aus physiologischen Gründen für die Pflanze trocken sind, oder die edaphischen Verhältnisse die Trockenheit bedingen. Die ersteren Standorte werden z. B. von Psychrophyten bewohnt, die letzteren von Lithophyten.

Demgegenüber bewohnen Warmings Eremophyten Standorte, die xerophytische Anpassungen fordern wegen des Mangels an Niederschlägen überhaupt. Es ist die eigentliche klimatische Trockenheit, welche diese Standorte beherrscht und den Bau der Pflanzen wie deren Existenzmöglichkeit beeinflußt. Für diese nun führt Warming Polsterpflanzen nicht an, und in der Tat sind sie auch sehr selten. Daß es aber welche gibt, scheint mir für die Beurteilung der Polsterpflanzen als xerophytischen Typus überhaupt sehr von Interesse. Und zudem ist *Anabasis aretioïdes* bei weitem die typischste der bekannten Polsterpflanzen, die zu den Eremophyten zu rechnen ist. Zwar gibt es auch noch einige andere Trockenwüstenpolsterpflanzen, doch keine, die so gut dem ausgeprägtesten Polsterpflanzentypus der Radialvollkugelpolster entsprechen.

Entsprechend ihrem Vorkommen an den wohl extremst trockenen Standorten aller Polsterpflanzen ist sie denn auch die fast am meisten xerophytisch gebaute Vetreterin dieser Lebensform, und höchstens die wolligen Ballen der Raoulia- und Haastiaarten können mit ihr sich messen, doch ersetzt sie deren Haarschutz durch das wohl ebenso typische xerophytische Merkmal der Sukkulenz.

II. Kapitel.

Lebensbedingungen der Pflanze.

a) Klimatische Verhältnisse.

Die klimatischen Bedingungen von Beni Ounif,[1]) dem Ort, von dem das untersuchte Material stammt, sollen zur Illustration der Notwendigkeit der xerophytischen Anpassungen der Pflanzen jener Gegend, sofern sie nicht an besonders günstigen Standorten wachsen, geschildert werden und zwar, da die pflanzengeographische und ökologische Literatur über das Wüstenklima des Saharanordrands noch fast nichts enthält (neuestens allerdings wertvolle Notizen von Fitting), etwas eingehender. (Es standen mir die offiziellen jährlichen Publikationen des französischen meteorologischen Dienstes zur Verfügung, sowie durch die Vermittlung von Herrn Prof. Schröter Auszüge aus den Tabellen der neuesten Jahre durch die Güte des Herrn Prof. Trabut in Algier.)

Es kommen besonders in Betracht 1. Niederschläge, 2. Evaporation, 3. Taubildung, 4. Temperaturen, 5. Relative Feuchtigkeit und 6. Wind, sowie 7. das Lichtklima.

I. Regen gemessen in Millimeter mit dem „Pluviomètre Décuplateur".

Jahr	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oktbr.	Novbr.	Dezbr.	Total
1905	0,0	0,0	0,0	**14,0**	9,0	2,0	**12,0**	0,0	0,0	**58,6**	**15,0**	3,5	114,1
1906	0,0	0,0	4,0	**10,0**	**18,0**	2,5	1,5	0,0	4,5	**8,0**	**39,0**	4,0	91,5
1907	0,0	**7,5**	**39,0**	0,0	**24,0**	0,2	0,0	**10,0**	**83,0**	0,0	**48,0**	2,0	**214,2**
1908	**5,0**	5,5	**16,0**	0,0	5,4	**26,0**	**11,5**	4,0	0,0	**38,0**	**6,0**	**14,0**	113,4
1909	0,0	**39,0**	**11,0**	**21,0**	1,5	0,0	0,0	**9,0**	**6,0**	0,0	**16,0**	0,0	95,5
1910	0,0	0,0	0,0	3,0	**8,3**	0,0	0,0	0,0	0,0	1,6	0,5	0,0	**13,4**

Mittel der Niederschläge aller beobachteten Jahre 110 mm. Die fettgedruckten Zahlen zeigen die wesentlichen Regenperioden (Monate mit mehr als 5 mm Regen).

II. Evaporation gemessen „en millimètres et en dixièmes observée et mesurée à l'atmismomètre".

Jahr	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oktbr.	Novbr.	Dezbr.	
1905	310,0	258,7	430,0	492,0	404,0	491,8	695,2	836,0	356,0	255,0	279,5	179,0	4943,2
1906	250.5	283,6	370,0	382,9	493,5	568,2	607,3	556,3	483,6	365,8	242,4	233,1	4637,7
1907	234,0	270,0	321,0	466,0	509,0	679,0	724,8	637,3	478,8	550,0	224,0	251,0	**5174,9**
1908	266,0	265,0	296,0	438,0	527,0	546,0	586,0	525,0	326,9	550,0	162,0	170,7	4658,6
1909	138,6	129,8	280,8	278,4	391,3	301,4	254,9	378,3	332,9	262,6	154,0	176,5	**3139,5**
1910	203,6	209,6	267,0					fehlt					

Mittel der Evaporation aller beobachteten Jahre 4510,4 mm.

Aus den Zahlen geht hervor bezüglich der Niederschläge: 1. Es können in jedem Monat des Jahres mehr oder weniger er-

[1]) Beni Ounif liegt 1° w. L. (v. Greenw.) 32° 15′ NB und 804 m ü. M. am Nordrand der algerischen Sahara, östlich der marokkanischen Oase Figuig.

hebliche Niederschläge fallen, am trockensten ist der Januar. 2. Faßt man die Monate mit wenigstens 5 mm Regen als Regenperioden, die anderen als Trockenperioden auf, so ergibt sich, daß Zahl und Verteilung dieser Perioden in den verschiedenen Jahren variieren, also keine strenge Periodizität in den Regengüssen zu beobachten ist. 3. Die absoluten Zahlen der Niederschläge sind für die einzelnen Jahre stark variierend, die Pflanzen haben gelegentlich monatelange, ja fast jahrelange (1910) Trockenheit zu überstehen. 4. Die Niederschläge waren verteilt auf 1905: 28; 1906: 25; 1907: 38 Tage.

Bezüglich der Evaporation gilt: 1. daß sie in den warmen Sommermonaten (vgl. die Temperatur-Tabelle) größer ist als im Winter. 2. Daß sie im Verhältnis zu den Niederschlägen sehr groß ist. Der Quotient, gebildet aus Niederschlägen und Evaporation, ist für die einzelnen Jahre 1905: 43,3; 1906: 50,6; 1907: 24,1; 1908: 41,0; 1909: 32,8 (vgl. dazu die Angaben über Stationen der nordamerikanischen Wüsten, die nirgends solche Zahlen erreichen mit Ausnahme einer Station: Fort Yuma 35,2 (geschätzte Evaporation) bei Macdougal p. 95).

III. Was die Taubildung betrifft, so kommt sie als Wasserquelle für *Anabasis aretioïdes* kaum in Frage, deren anatomischem Bau nach wenigstens. Ob die Taubildung der algerischen Sahara überhaupt so stark ist, daß sie für das Pflanzenleben eine Bedeutung haben könnte, ist nicht wahrscheinlich. Das macht Fitting (p. 211 ff.) neuestens gegenüber den Angaben von Volkens (1887. p. 12) geltend, die nicht verallgemeinert werden dürfen. Bei Fitting siehe auch die Angaben der übrigen Literatur über den Tau dieser Gegenden. Immerhin gibt Rolland in Choisys großem Werk über die algerische Sahara bei einer von Biskra aus ins Innere der Wüste und zurück führenden Tour während der Zeit vom 17. Januar bis 17. April siebenmal starken bis sehr starken Tau an und bemerkt, daß er schwächeren Tau nicht registriere (Bd. 3. p. 347 ff.). Dies wäre also wesentlich reichere Taubildung, als sie z. B. Foureau (zit. bei Fitting, p. 211) angibt, immerhin ist auch sie nicht so bedeutend, wie man nach Volkens Angaben zu glauben geneigt war.

IV. Temperaturen in Celsius.

Jahresmitttel		1905 19,6	1906 19,2	1907 18,4	1908 —	1909 —	1910 —
Absol. Max.	des wärmsten Monats Juli (oder * August)	43,0	43,0	45,0	43,0	44,8	44,6
Mittl. Max.		* 39,7°	40,5	41,6	40,0	41,7	41,9
Mittl. Min.		* 23,4	24,5	23,4	22,0	21,1	23,7
Absol. Min.		* 18,3	21,5	20,0	17,0	15,0	16,8
Monatsmittel		* 32,0	32,4	—	—	—	—
Absol. Max.	des kältesten Monats Januar (oder * Febr.)	* 21,0	* 23,5	20,0	20,0	17,0	20,6
Mittl. Max.		* 16,3	* 16,0	14,4	15,3	13,5	16,3
Mittl. Min.		*+1,2	*+3,0	*+1,9	*+3,7	— 0,8	+ 2,2
Absol. Min.		— 5,5	*—2,0	*+0,1	+ 1,0	— 5,0	*—4,0
Monatsmittl.		7,9	* 19,0	—	—	—	—
Frosttage Dez.—Febr.		27	10	0	0	—	—
Schneetage Dez.—März		1	2	0	0	—	—

An mit — bezeichneten Stellen fehlen den mir zur Verfügung gestellten schriftlichen Auszügen aus den noch nicht publizierten Daten die Werte und sind wohl noch nicht ausgerechnet.

Aus dieser Temperaturtabelle geht hervor:

1. daß Fröste in einzelnen Jahren ziemlich oft vorkommen.

2. Auch in diesen Frosttagen sind stets ziemlich hohe Maximal-Tagestemperaturen erreicht worden, im Mittel stets 13,5⁰ bis 16,3⁰, die Vegetationstätigkeit dürfte also nicht ganz beschränkt sein aus Gründen der Temperatur. 3. Die Maxima der heißen Monate liegen gegen 45⁰, doch sind die Minima dieser Monate im Mittel nie unter 20⁰, absolut nie unter 15⁰, die Schwankungen also nicht zu extrem.

Für die Bedeutung dieser Zahlen für das Pflanzenleben ist zu beachten, daß sie Stationszahlen sind, gewonnen in freier Luft über dem Boden. Am Boden und in dessen Nähe dürften die Extreme erheblich höher, die Gegensätze schärfer und gesteigert werden. Eine absolute Winterruheperiode längerer Dauer scheint aber durch die Temperaturen nicht bedingt zu sein.

V. Wind. Mittlere Windstärke der Skala von 0—10 bei dreimaliger täglicher Beobachtung.

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
1905	5	4	4	6	6	5	2	3	5	5	3	3
1906	5	4	5	5	5	5	5	3	5	4	2	2
1907	3	3	3	3	3	3	4	2	3	3	3	2
1908	2	2	2	3	2	3	2	3	2	2	2	3
1909	2	3	3	2	2	3	2	2	3	2	3	3

In der Richtung wiegen N. und SW. vor. Während der Jahre 1905 und 1906 herrschte bei dreimaliger täglicher Beobachtung nie Windstille, 1907 zweimal. Diese Angaben und die obigen über die Stärke des Windes, dessen Bedeutung für die Erhöhung der Transpiration hier in Betracht kommt, zeigen, daß sozusagen immer ein schwacher bis mittelstarker Wind herrscht, der selten (1905 fünfmal, 1906 keinmal, 1907 viermal) zum Orkan wird.

Für die Erhöhung der Transpiration ist auch die relat. Feuchtigkeit von Bedeutung, für die mir leider nur Mittelwerte einiger Jahre zur Verfügung stehen. Immerhin ersieht man daraus, daß ziemlich tiefe Minima vorkommen müssen und die Feuchtigkeit im allgemeinen nicht groß ist.

VI. Relative Feuchtigkeit in %.

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahr
1905	40	29	25	31	40	26	22	30	24	50	53	60	35,8
1906	51	38	34	34	25	20	17	15	26	35	57	50	33,5
1907	59	55	53	45	37	35	35	46	63	64	75	69	53

Ganz besonders gefährlich für die Vegetation sind auch die Kombinationen von verschiedenen Extremen, welche gelegentlich vorkommen, so besonders die Samumstürme, welche größte Gewalt des Windes mit hoher Temperatur und exzessiver Trockenheit verbinden. (Vergl. besonders die schöne, auch zahlenmäßige Schilderung dieses Windes bei Massart, p. 270 ff.).

VII. Über das Lichtklima von Algerien, speziell die Kies- und Sandwüsten von Ain Sefra und Colomb Béchar (ca. 1000 m hoch, Beni Ounif liegt 800 m hoch!) hat E. Rübel Messungen publiziert auf die hier verwiesen sei. Es sei nur erwähnt, daß die Lichtintensitäten meist stark beeinträchtigt sind durch den Staub in der Atmosphäre, der durch die ständige Luftbewegung emporgewirbelt wird. (Maximale Intensitäten werden daher nach Regen gemessen.) Das Licht der Wüstenstriche am Nordrand der Sahara erreicht deshalb auch in entsprechenden Höhen das alpine Licht an Intensität bei weitem nicht. Das Licht dürfte deshalb durch seine Intensitäten der Pflanze kaum gefährlich werden. Förderlich dürfte dagegen m. E. die jedenfalls der relativen Trockenheit und der relativ zahlreichen heißen Tage wegen große Jahressumme der Lichtintensitäten für die Pflanzen sein, insofern diesen gegenüber zwar mangelnde Feuchtigkeit und seltener mangelnde Wärme, nie aber mangelndes Licht eine hemmende Rolle spielen dürften.

b) **Edaphische Standortsverhältnisse.**

Betreffend den äußeren Aspekt der Standorte von *Anabasis aretioïdes* und deren Bestandbildung vergl. Brockmann und Heims Bilder (l. c. Taf. 19) von den Standorten der Pflanze bei Ben Zireg und die dieser Arbeit beigegebene Photographie von Beni Ounif. Ebenda finden sich allgemeine Angaben über die Geologie der Wüste am Nordrand der Sahara, sowie die hauptsächliche Literatur verzeichnet.

Die Pflanze bewohnt die Felswüste und Kieswüste (Hammada und Serir), das sind die zwei Formationen der Abtragungswüste. Von diesen Gebieten werden die durch Verwitterung der Gesteine entstandenen feinen und feinsten Sandpartikel abgetragen durch den Wind. So entsteht das Windsandgebläse, über dessen Wirkungen am besten die in geologischen Sammlungen stets zu treffenden fein polierten und ziselierten Gesteine der Wüste Auskunft geben.

Die Wirkung dieses Gebläses ist also eine eminente und darf bei einer ökologischen Erwägung nicht übersehen werden.

Über die Wasserverhältnisse der Standorte ist nichts genaues bekannt. Da sich aber Erde oder Humus nicht bildet in der Wüste und der Boden zumteil auch eben deshalb zwar Wasser leicht aufnimmt, aber auch leicht wieder abgibt, indem es kapillar in die Höhe steigt, so kann zum mindesten für die oberen Schichten des Bodens große Trockenheit angenommen werden. In wieweit aber Adhäsion und Kapillarität in tiefen Schichten, Spalten u. s. w.

Wasser festhalten, dafür liegen von diesen wenig erforschten Gegenden keinerlei Angaben vor. (Vergl. morphol. Teil. S. 343).

Es ist indessen doch von Interesse zu wissen, daß in amerikanischen Gegenden mit Wüstencharakter, wo exakte Untersuchungen vorgenommen wurden und der Wassergehalt der verschiedenen Bodentiefen bestimmt wurde, dieser gar nicht so klein ausgefallen ist, — schon in relativ geringen Tiefen —, als man a priori annehmen möchte. Vergleicht man die Angaben der amerikanischen Forscher mit denen, die bezüglich der Aufnahmefähigkeit von Wasser aus dem Boden neuerdings von Fitting (s. u.) gemacht worden sind, so ist wenigstens im allgemeinen die Existenz der Wüstenflora (zum mindesten der zudem auf wenig Wasser angewiesenen xerophytisch extrem angepaßten Flora) durchaus nicht mehr unverständlich, wenn auch die speziellen Verhältnisse der algerischen resp. afrikanischen Wüsten überhaupt noch nicht bekannt sind (vergl. bez. Amerika Livingston, Spalding, Mac Dougal u. a.).

III. Kapitel.

Morphologie.

Es sollen in diesem Kapitel die Morphologie und einige mit derselben zusammenhängende, speziell durch den Polsterwuchs bedingte ökologische Punkte dargestellt werden, insbesondere das Verhalten der Polster den atmosphärischen Niederschlägen gegenüber ein Punkt, der für die Wasserbilanz der Pflanze von Bedeutung ist.

A. Morphologie der oberirdischen Teile.

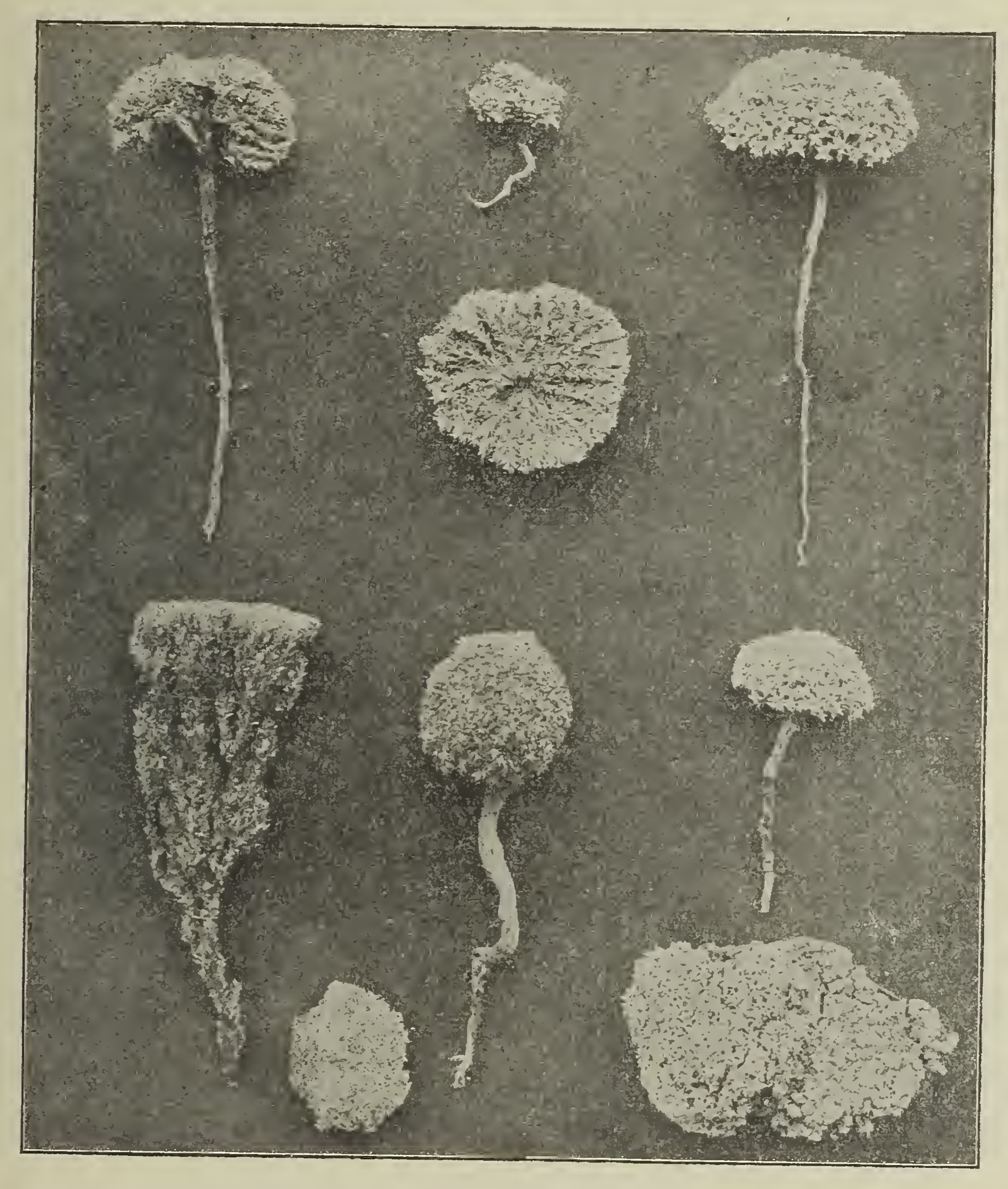
Was einmal die Größe der Polster anbetrifft, so variiert dieselbe mit dem Alter stark; Brockmann nennt Exemplare von 1,20 m Durchmesser und einer Höhe von 50—60 cm nicht selten und vermutet, daß es bedeutend größere Exemplare gebe.

Die Farbe der Polster ist grünlich-grau, frisch benetzt erscheinen sie ziemlich schön grün, tot erscheinen sie hellbraungrau, die alten Blätter nehmen nämlich eine holzfarbene hellbräunliche Farbe an, ohne übrigens verholzt zu sein.

Leider ist das Alter der Polster auch nur einigermaßen sicher nicht zu bestimmen. Die großen Exemplare sind bei dem langsamen Wachstum sicher viele Dezennien alt. Genauere Bestimmungen sind auch auf Grund des anatomischen Baues, wie aus Kapitel VI hervorgeht, nicht möglich.

Über den Habitus der Pflanze orientieren verschiedene schon publizierte Photographien (vergl. Schröter, p. 573 u. 574; ferner Brockmann und Heim, Taf. 19), denen hier einige andere beigefügt sein sollen, welche sowohl ein größeres Exemplar als auch besonders verschiedene junge Formen der Pflanze darstellen)Photos S. 331—333).

Es geht aus diesen Bildern hervor, daß kleinere jüngere Exemplare stets relativ genau kugelig oder besonders halbkugelig geformt sind. Sie sitzen dem Boden sehr dicht auf, mit feinem zusammengebackenen Sand ist jede kleine Ritze zwischen Polster und Boden vollgeblasen, die Pflanze ist ganz unbeweglich. In der Verzweigung ist das kleine Polster meist recht gut radial gebaut.



Junge Pflanzen von *Anabasis aretioïdes* in versch. Lagen.

1. Von der Seite (durchschnitten). 2. Ganz junge Pflanze. 3. Von der Seite. 4. Von unten, den radialen Bau zeigend. 5. Bruchstück eines sehr großen Polsters, die Erhaltung der Beblätterung zeigend. (Sand ist entfernt.) 6. Kugelpolster von der Seite. 7. Von der Seite. 8. Kleines Polster von oben. 9. Bruchstück eines sehr großen Polsters von oben.

Mit zunehmendem Alter geht dann in der Regel der Kugelwuchs verloren, die Gestalt wird unregelmäßig höckerig. Es kommt nun häufig vor, daß einzelne Partien des Polsters durch die äußeren Einflusse zerstört werden. Dies geschieht entweder so, daß das Polster partienweise radikal zerstört wird, zerreißt und

zerfällt, was seinen Tod bedeutet, oder aber sehr häufig so, daß nur bei einzelnen Partien desselben die Oberfläche, die lebende Schicht, zerstört wird. Die betreffenden Partien werden dann gelegentlich überwallt. Dieser Vorgang bedarf noch einer kurzen Besprechung, da er für diese wie für andere Polsterpflanzen sehr charakteristisch und für deren Erhaltung von Be-

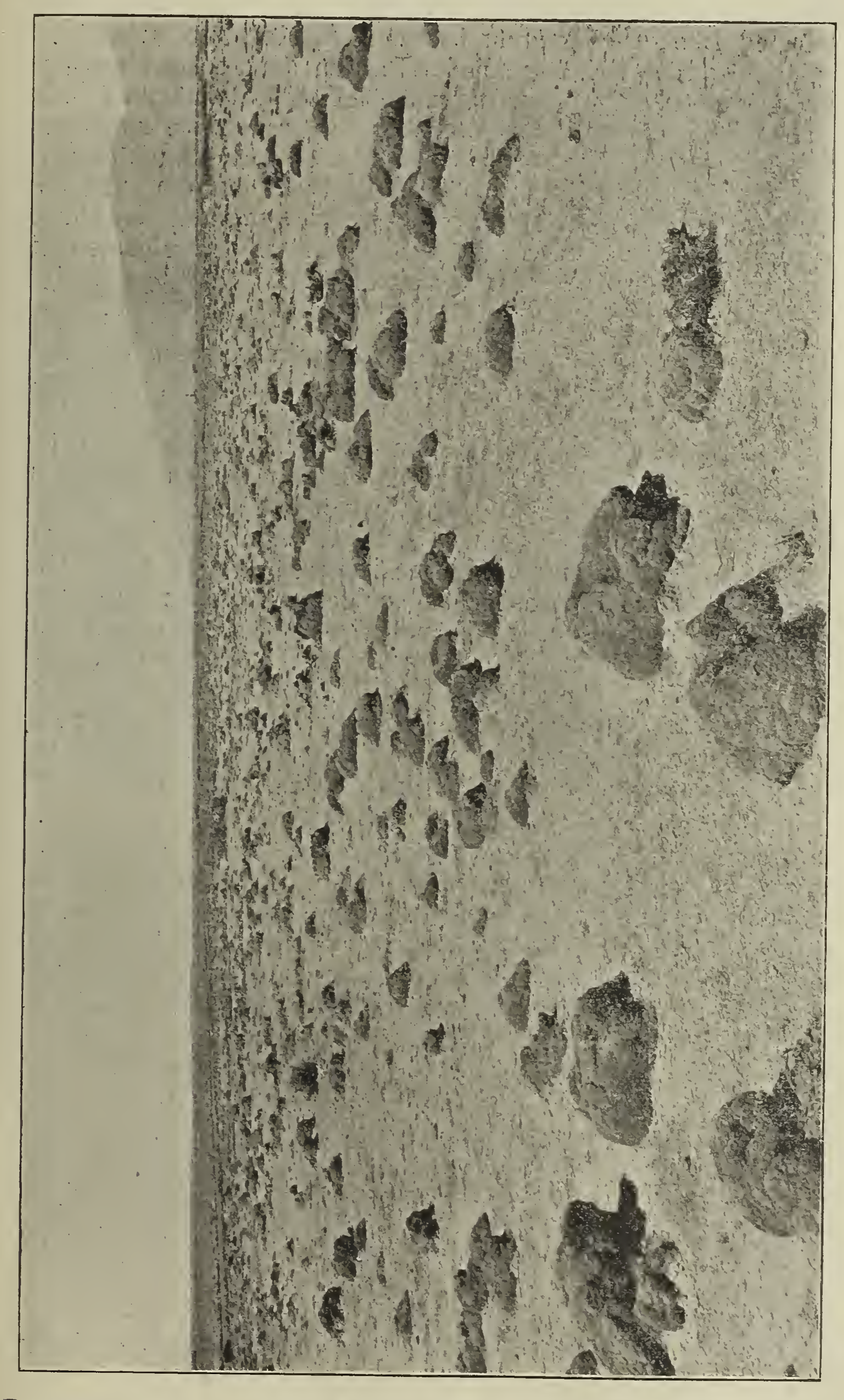


Polster von *Anabasis aretioïdes* von Beni Ounif.

Von links her überwallen hellere lebende Partien die toten. (Risse im Polster beim Transport entstanden.) (Sammlungen des bot. Museums der eidg. techn. Hochschule.)

deutung ist. — Lebendig ist am Polster von den Blättern nämlich nur eine relativ dünne, oberflächliche Schicht von 1 bis höchstens 2 cm Tiefe, und diese Schicht enthält nun auch alle „Knospen" und Vegetationspunkte, die tätig sind oder tätig werden können. Dies hängt mit dem ganzen anatomischen Bau des Sprosses zusammen, besonders mit dem frühen Auftreten des Korks, der seitliche „Ausschläge" vom Stengel verhindert (siehe unten!). Wird

nun diese Schicht zerstört, was durch das Windsandgebläse, Frost, eventuell Hufschlag u. dergl. Eingriffe geschehen kann, so ist eine



Assoziation der *Anabasis aretioïdes* auf der Kieswüste bei Beni Ounif (Nordrand der alger. Sahara).
(Aufnahme von Dr. Pritzel, Berlin.)

Regeneration von innen her nicht möglich und wird auch nicht beobachtet. Solche zerstörte Stellen sind aber selbst vielfach

auch wieder schön gerundet, hart und dicht geschlossen, was damit zusammenhängt, daß die tieferen Partien des Polsters, zwischen deren dichtgedrängten Blättern der Sand vom Wind in die feinsten Lücken eingepreßt ist, dem Sandgebläse widerstehen. Von diesem werden die betreffenden Partien dann schön abgerundet und im einzelnen sehr eigenartig zugerichtet. Da nämlich besonders die harten Epidermen widerstehen, so ragen sie rippenartig etwas hervor, während zwischen ihnen alles fein ausgeblasen ist: so entsteht eine fein ziselierte Fläche, auf der die rundlichen oder halbbogenförmigen Epidermisreste und eventuell als Punkte darin auch die etwas weniger widerstandsfähigen Zentralbaststränge Figuren bilden (vergl. die Photographie S. 332).

Nicht immer aber werden solche Schliffflächen gebildet. Ist das Polster auch im Innern nicht sehr kompakt gewesen und seine Zweige mit den alten Blättern nicht überall dicht besetzt, so kommen weniger widerstandsfähige Flächen oder eventuell Löcher und gefährliche Angriffsstellen für die Verwitterung zustande. Bilden sich nun aber die eben beschriebenen Flächen, so entwickeln die anliegenden Partien des Polsters, die noch leben und wachsen gegen diese Stellen hin Überwallungen, indem sie nicht etwa in der bisherigen Richtung weiterwachsen, sondern die betr. Randzweige dicht an die Rasionsflächen anlegen und schön abgerundet sich an diese anschließen, ganz analog wie das gesamte Polster sich dem Boden dicht anschließt, wobei dann beim Weiterwachsen sich auf diese Weise Einsenkungen und Höcker bilden, das Polster also uneben wird, überall aber seinen geschlossenen Wuchs wahrt. Sind die zerstörten Stellen nicht umfangreich, so können sie eventuell ganz überwachsen werden, andernfalls stoßen die Überwallungen von verschiedenen Seiten her nicht zusammen.

An dem größeren photographierten Exemplar auf Seite 12 reicht die Überwallung an manchen Stellen schon bis 12 cm über die zerstörte Fläche. — Es wird durch diese Umwallung zweierlei erreicht: Einmal die Erhaltung der Dichtigkeit und Abgerundetheit dem Wind gegenüber und zweitens auch eine Wiedervergrößerung der lebenden, assimilierenden Fläche des Polsters.

Die ganz jungen Pflanzen — eigentliche Keimpflanzen konnte ich nicht untersuchen — zeigen, wie aus einigen Abbildungen hervorgeht, nicht immer schon von Anfang an den Polsterhabitus, vielmehr können sie locker gebaut sein und mehr oder weniger frei sich erhebende Einzelzweige bilden (Taf. XIII, Fig. 4). Man kann fast von einer Art Jugendform sprechen, denn es scheint ein solches Stadium ziemlich oft vorzukommen, wenigstens lagen mir keine ganz kleinen schon Polsterform zeigenden Exemplare vor. Auch Bau und Beblätterung des Sprosses dieser Jugendformen zeigt Unterschiede den Sprossen und Blättern älterer Zweige gegenüber (s. u.). Es ist leicht möglich, daß solche freistehenden einzelnen Äste, wie sie Taf. XII, Fig. 4a zeigt, später zugrunde gehen. Etwas ältere Formen, die nicht halbkugelig wären, habe ich nie zur Untersuchung bekommen.

Ihrem ganzen späteren Bau nach aber ist die Pflanze als eines der schönsten Beispiele der Radialvollkugelpolster zu betrachten. Die abweichende Jugendform ist nicht nur ihr, sondern auch andern Polsterpflanzen eigen, so habe ich sie an *Androsace helvetica* beobachtet.

Es ist sehr eigenartig wie fest sich die Zweige der Pflanze an den Überwallungsstellen den Zerstörungsflächen anlegen und ebenso wie dicht sie sich am Polsterrand an den Boden anschließen. Sie mit den Fingern an solchen Stellen zu lösen ist ganz unmöglich. Die gewöhnlichen Tropismen reichen zur Erklärung dieser Erscheinung kaum aus. Äste, die ganz in normaler Weise in bestimmter Richtung sich entwickeln, verändern ihre Richtung, wenn neben ihnen zerstörte Partien entstehen, völlig und pressen sich dicht an eine senkrecht zu ihrer bisherigen Wachstumsrichtung stehende Fläche an. Es scheint eine gewisse allseitige Berührung mit andern Teilen der Pflanzen ihnen notwendig zu sein.

Die Erscheinung läßt sich übrigens an vielen andern typischen Polsterpflanzen beobachten. Nicht minder eigenartig ist bei denselben der Umstand, daß alle Zweige so genau gleich lang sind und die schön gerundete Gestalt bilden. Man darf nun allerdings dabei nicht vergessen, daß ja auch viele unserer Bäume eine relativ konstante, typische Gestalt ausbilden, bei der Polsterpflanze aber wird die Frage nach der Entstehung derselben deshalb dringender, weil sie auch zweckmäßig ist.

Für eine Erklärung des Problems liegen weder für die Anabasispolster, noch für die übrigen Polsterpflanzen mehr als vage Vermutungen vor (vergl. Kap. 2 des Anhangs).

Morphologie des Blattes.

Von außen sind am Polster nur Blätter wahrzunehmen. Diese sind klein, zugespitzt und enden mit einem mehr oder weniger gut ausgebildeten Stachel. Sie sind oben dicklich, drehrund und gegen den Stachel zu sich verjüngend, auf dem Querschnitt mehr oder weniger kreisrund, nach unten breiter, schmaler und auf dem Querschnitt halbmondförmig. Je zwei gegenständige Blätter sind zu einem stengelumfassenden Blattpaar verschmolzen, indem sich in den unteren Partien die Spitzen der halbmondförmig gebogenen Querschnitte berühren und zu einem Ring werden. Diese stengelumfassende Basis verschmilzt mit dem Sproß nach unten. Die Stelle, wo die Blattbasen sich vereinigen, ist häutig und äußerlich etwas heller in der Farbe, was von dem dort ausgebildeten Kollenchym herrührt (s. u.) Ein Blatt„stiel“ kommt somit nicht zur Ausbildung, es ist eine Eigentümlichkeit der meisten Polsterpflanzen, unbewegliche, festsitzende Blätter auszubilden. Die Zwischenräume zwischen den unteren Partien des Blatts und dem Stengel sind von Haaren dicht erfüllt, die büschelförmig an diesen geschützten Stellen entspringen. Diese Haare sind von außen am Sproß oder Blatt kaum sichtbar. Sie enden da, wo der obere Teil

des Blattes sich vom Stengel wegneigt. Oft sind sie von oben her gesehen sichtbar (Taf. XIII, Fig. 6), manchmal aber legt sich der obere Teil des Blattes so dicht an den Stengel an, daß sie ganz im Hohlraum des unteren Blatteils verschwunden sind. Zerreiben der Blätter ist das beste Mittel, sich von dem Reichtum der Pflanze an Haaren zu überzeugen. Das Blatt kann keinem der beiden von Diels (1897) aufgestellten Polsterpflanzenblattypen zugeordnet werden, sondern stellt eine Mittelform zwischen dem Aretia- und Azorellatypus dar. — Sichtbar werden die Haare überall dort, wo die Sproßspitzen mit einem oder mehreren Blattpaaren durch irgendwelche Umstände abgebrochen sind. Dies geschieht sehr leicht, besonders wenn die Pflanze trocken und spröde ist, und mag durch Tiere, die vorbeistreifen, sehr oft geschehen — wenigstens findet man häufig Haare in den Polstern und stets viele Sproßspitzen abgebrochen. Dann kommen die Haare zum Vorschein, spreiten sich auseinander und füllen die entstandene Lücke durch einen dichten Haarfilz aus, der ein Verdunstungsschutz sein mag für die Wundstelle, event. auch das Eindringen von Sand oder Pilzen etwas hindert (Taf. XII, Fig. 2). (Über die kapillare Festhaltung von Wasser durch diese Haare vergl. u.)

Was die Stacheln anbetrifft, so variiert deren Ausbildung stark. Im allgemeinen kann gesagt werden, daß die älteren größeren Polster keine so guten Stacheln haben wie viele — nicht alle — kleinen Pölsterchen. Auch die letzteren sind in sehr verschiedenem Maß mit Stacheln ausgerüstet. Vielfach aber kommen ganz stumpfe und kurze Stacheln vor: vielleicht hängt diese Variation irgendwie mit lokalen Standortsverhältnissen zusammen. Manchmal variiert der Ausbildungsgrad der Stacheln auch auf ein und demselben Polster, nie jedoch so, daß eine gewisse Gesetzmäßigkeit erkannt werden könnte.

Die Stacheln sind meist etwas, oft stark rückwärts gebogen. Das letztere ist nicht gerade nützlich, wenn sie als Schutz gegen das Gefressenwerden der Pflanze dienen sollen, kommt aber oft vor. — Die maximale Länge der Stacheln ist etwa 3 mm. (Vergl. über sie Fig. 1, 2 u. 5, Taf. XII.) Da die Blätter verschiedener Sprosse alle ineinandergreifen, entsteht ein ganzes Gewirr dieser Stacheln, sie sind dann kenntlich an ihrer helleren Farbe. Meist sind sie etwas knorpelig-elastisch ausgebildet, an der Stelle wo sie ins Blatt eintreten, leicht abbrechend.

Was den ökologischen Wert dieser Stacheln anbetrifft, so ist es nicht ganz leicht, denselben einzusehen: Schutz gegen Fraß durch höhere Tiere mag die plausibelste Annahme sein, doch darf der Nutzen in dieser Hinsicht wohl nicht überschätzt werden, einmal weil eigentlich nur die kürzeren geraden Stacheln beim Erfassen der Polster verletzten, dann weil diese, wenn trocken, hart und durch den Wuchs geschützt genug sein dürften und endlich, weil die Stacheln zu oft nicht ausgebildet sind.

Beblätterung des Sprosses.

Die Blätter sind gegenständig, die einzelnen stengelumfassenden Paare ineinander geschoben, säulchenbildend, der Sproß also imbricatlaubig. Die Dichtheit der Beblätterung, reciproc der Internodiumlänge, variiert ziemlich stark. Extreme Fälle sind die, wo einerseits von den internodialen Teilen gar nichts mehr sichtbar ist, die Blattpaare ganz eng zusammengezogen sind (Fig. 1, Taf. XII, ist darin gar kein Extrem), anderseits die, wo (wie Fig. 5, Taf. XII zeigt) die Internodien gestreckt, die Blattpaare auseinander gezogen sind. Im allgemeinen entsprechen der letztgenannten Art der Beblätterung die Jugendformen. Aber auch an den alten typischen Polstern findet man meist stellenweise etwas locker beblätterte Zweige; so dem Unterrand nach da und dort, vorzüglich wohl an etwas schwach belichteten Stellen. Gelegentlich sind auch sonst einzelne Zweige des Polsters in dieser Weise etwas lockerer gebaut, doch sind sie als gefährdete Stellen zu betrachten, da sie leicht dem Windsandgebläse Zugang und Angriffsstelle verschaffen. — Hier mag auch das leichte Zerbrechen der einzelnen Zweigteile erwähnt werden. Durch leichtes Streifen des Polsters schon werden viele Blattpaare mit dem eingeschlossenen Sproßstück abgebrochen, sofern die Pflanze wenigstens trocken und damit spröder ist. Dieses leichte Abbrechen hängt damit zusammen, daß der junge Sproß kein eigenes mechanisches Gewebe hat, das vielmehr in die Blätter verlagert ist (vergl. S. 360). Die Dichtigkeit des Wuchses schützt die Pflanze ja im allgemeinen und von den etwa abbrechenden Sproßspitzen der Oberfläche müßten so wie so viele zu Grunde gehen.

„Offene Knospen". Es ist eine Eigentümlichkeit vieler Polsterpflanzen, daß sie offene Knospen besitzen. Warming (1909, S. 16) nimmt dieses Charakteristikum („buds open") direkt unter die Merkmale der Polsterpflanzen auf. Es werden nicht Knospen mit Schutzhüllen von Knospenschuppen gebildet, in denen eine größere Anzahl von Blättern (resp. auch schon Blütenständen) vorgebildet sind, die dann in relativ kurzer Zeit plötzlich entfaltet werden. Die Verhältnisse gestalten sich vielmehr einfacher. Figur 4, Tafel II gibt eine schematische Darstellung davon: sie stellt die hintere Hälfte eines median längsgeschnittenen Sproßzipfels dar. Von den Blattpaaren *b* und *d* sind die beiden Blätter längsgeschnitten, von *a* und *c* je das hintere Blatt erhalten, das vordere weggefallen. Wir sehen wie das Blatt *c* in seinem Hohlraum der untern Partie, der dicht von Haaren erfüllt ist, das noch etwas kleine Blattpaar *b* enthält. Das gezeichnete und das weggefallene Blatt des Paares *c* schließen aber dicht zusammen, sodaß nur etwas Haare und die Stacheln der Blätter *b* hervorragen (vergl. auch Fig. 6, Taf. XIII). Das Blattpaar *b* das etwa die halbe Größe eines ausgewachsenen Blattpaars hat, schließt seinerseits in seinem von Haaren erfüllten Hohlraum der untern Teile seiner Blätter das ganz kleine Blattpaar *a* ein, das in diesem Stadium etwa 1 mm groß ist. Zwischen diesen kleinsten Blättchen sitzt der sehr kleine

Vegetations„kegel“. Es sind also stets nur etwa 2 junge Blätter vorhanden, die in verschiedenen Entwicklungsstadien angetroffen werden. Sie sind eingebettet in den dichten Haarfilz der Blattkissen älterer Blätter, und in diesem oft nur schwierig zu finden, dafür aber vorüzglich geschützt. Dasselbe ist mit dem Vegetationspunkt der Fall, er produziert ein Blattpaar ums andere, langsam wachsen sie heran, schieben sich eventuell mit den Stacheln voran, zwischen den älteren durch und gewinnen die Spitze.

Diese Art des Sproßzuwachses kennt also nicht eine plötzliche rasche Öffnung von Knospen die zahlreiche gleichzeitig sich entwickelnde Blätter entfalten, nicht ein periodisch stoßweises Entfalten derselben, sondern es wird sukzessive ein Blattpaar nach dem andern vorgeschoben, wenn nur die Lebensbedingungen Wachstum gestatten. Diese Art des Wachstums hängt mit dem Klima zusammen, dem Mangel einer Periodizität, der sich ja auch im anatomischen Bau der Pflanze ausdrückt (siehe unten). — Für die Bestimmung des jährlichen Längenzuwachses ergeben sich freilich in diesem Fall Schwierigkeiten (vergl. auch Kap. IV, Anhang).

Verzweigung.

Die Verzweigung der Sprosse ist eine häufige und dichte, ein wiederum allen Polsterpflanzen eigentümliches Merkmal. Auf einer reichen und dichten Verzweigung beruht ja die Geschlossenheit und Kompaktheit des Polsters. Die Verzweigung geschieht bei unserer *Anabasis* in der Weise, daß in den Achseln der vorderen, relativ noch jungen und lebensfähigen Blätter neue Vegetationspunkte gebildet werden, von denen aus neue Zweige ihren Ursprung nehmen. Die maximale beobachtete Verzweigung ist folgende: In den beiden Achseln eines Blattpaares, speziell im mit Haaren erfüllten Zwischenraum zwischen diesem und dem Sproß, entwickeln sich zwei neue Zweige, während auch der alte weiterwächst. Diese Zweige stehen in einer Ebene. Jeder bildet einige Blattpaare und dann entwickeln sich aus diesen wiederum je zwei seitliche Zweige mit ihren Ursprungszweigen in einer senkrecht zur ersten liegenden Ebene, und an diesen sechs neuen und drei alten Zweigen bilden sich wieder Seitenzweige, diese wieder in die Ebene der ersten gelegt u. s. w. Alle diese Sprosse sind dicht zusammengedrängt, und je rascher sich die Verzweigungen wiederholen (sie sind jeweilen schon nach der Bildung von 3—4 neuen Blattpaaren am jungen Zweig möglich), desto dichter wird die Oberfläche des Polsters. — Nicht immer freilich ist die Verzweigung so dicht, häufig ist die Verzweigung einseitig, häufig geht der mittlere Sproß zwischen zwei Verzweigungen zugrunde.

Charakteristisch aber ist, daß stets mehr Verzweigungen angelegt werden, als nachher zur Entwicklung kommen können und zu holzigen Ästen werden. Ein sehr großer Teil der Zweige bringt es zu keinem weiteren Wachstum, bleibt zurück, wird überwachsen, hilft aber doch in hohem Maß mit an der Festigung und Verdichtung der Oberfläche und der inneren Partien

des Polsters. Die Dichtigkeit der Oberfläche des Polsters wird dadurch ganz besonders erreicht und ebenso die Herstellung des „Schwammes" alter Blätter im Innern des Polsters.

Verzweigungen werden stets nur in den jungen Spitzenteilen der Sprosse angelegt; das ist der Grund, warum keine Regeneration der Oberfläche erfolgen kann, wenn die lebende Partie zerstört ist. Verzweigungsanlagen, die als schlafende Augen in tieferen Partien des Polsters persistieren, kommen nicht vor.

Die Erhaltung der Blätter an den Ästchen und Ästen im Innern des Polsters geht sehr verschieden weit in die Polster hinein. An größeren Polstern sind partienweise die Blätter sehr weit hinein erhalten, an dem auf Seite 12 photographierten Exemplar teilweise bis über 25 cm tief, an einzelnen Stellen freilich viel weniger tief hinein. Gelegentlich sind sie schon 2 cm unter der Oberfläche fast ganz zerstört, dürften aber bei großen alten Polstern noch viel tiefer im Innern zu konstatieren sein als in dem genannten Fall. Die toten Blätter widerstehen der Zerstörung also in ganz verschiedenem Maße; wahrscheinlich hängt das von der Dichtigkeit der Oberfläche und der Zutrittsmöglichkeit des Sandgebläses ab, doch müssen auch noch unbekannte Faktoren ins Spiel kommen.

Für die Erhaltung der Blätter ist besonders die Epidermis wichtig als der resistenteste Teil des Blattes, der sogar besser widersteht als der Bast des Blattes. Die Blätter werden oft vom Sandgebläse ganz ausgehöhlt, widerstehen sonst aber im allgemeinen als Ganzes und bleiben im Zusammenhang miteinander, da die stengelumfassenden Blattbasen mit der primären Rinde des Sprosses, unter der der Kork entsteht, verwachsen und so unter sich verbunden sind, und das ganze primäre Rinden- und Blattgewebe als mehr oder weniger kontinuierliche, von dem sich entwickelnden Ast sich lösende Schicht „abgeworfen" wird. Von einem eigentlichen Abwerfen kann nicht die Rede sein, weil die Zweige so dicht stehen, daß alle Borke an den sich entwickelnden Ast angepreßt bleibt.

In den Blättern, dies mag aus deren Anatomie vorweggenommen sein, bleiben besonders das Wassergewebe und der mechanische Zentralstrang erhalten. Chlorophyll und Assimilationsgewebe gehen mehr oder weniger bald zugrunde. In dem zusammenhängenden Komplex primären Rinden- und Blattgewebes entstehen durch das Dickenwachstum des Stengels Risse, und die Feuchtigkeit bekommt Zutritt in die kapillaren Hohlräume der alten Wassergewebe, der alten Blätter überhaupt (physikalische Wirkung und ökologische Bedeutung dieses Schwammes vergl. unten).

Das Ineinandergreifen der Blattsäulchen.

Durch die imbricate Belaubung der Sprosse und die längere Erhaltung auch der alten Blätter bilden die Zweige der äußeren Schichten der Polster aller Größen Blattsäulchen, die von oben gesehen einen vierkantigen Stern bilden (Fig. 6, Taf. XIII). In die einzelnen Rinnen der Säulchen greifen nun die Kanten der

benachbarten Säulchen hinein, und so alle gegenseitig, und da alle Zweige dicht gepreßt sind, kommt, von oben gesehen, ein dichtes Mosaik von Blattsternen zustande. Dieses Ineinandergreifen der Blattsäulchen (in Fig. 1, Taf. XII sind die zwei benachbarten Säulchen, um das Zeichnen zu erleichtern, ein wenig auseinandergezogen; man hat sie sich im Polster selbst dicht ineinandergepreßt zu denken) ist einer der Faktoren, die die Festigkeit der Polster bedingen, denn es läßt keinerlei Hin- und Herbewegung der einzelnen Sprosse zu. Die langen gebogenen Dornen verstärken, das Ineinandergreifen der Blätter verschiedener Zweige verbessernd, ihrerseits diese Festigkeit häufig noch. Härte und Starrheit der Blätter machen die Verzahnung ebenfalls noch wirksamer.

Die Verholzung der Zweige, Ast- und Stammbildung. Die Bildung des „Holzes“ der Äste wird im anatomischen Kapitel besprochen, hier mögen nur einige morphologische Notizen noch Platz finden. Eine harte, holzige Struktur bekommen die einzelnen jungen Äste schon sehr früh, und in einer Tiefe von 1—2 cm trifft man in dem Polster, wenn gerade eine Stelle mit schlechter Erhaltung der Blätter vorliegt, schon mit Borke bedeckte, holzige Äste an. Sie sind gedrungen gebaut und vereinigen sich ganz unregelmäßig zu größeren Ästen. Ihre Verzweigung stellt nicht die ursprürliche Zweigbildung dar, sondern den Überrest jener in der Überzahl gebildeten jungen Sprosse. Am Grund des Polsters vereinigen sich die Äste zu einem kurzen gedrungenen Stamm, der in die Wurzel übergeht, ohne daß morphologisch der Übergang zu erkennen wäre. Was als „Stamm“ zu bezeichnen ist, ist ein kurzes Gebilde, bei Exemplaren von 10—20 cm Höhe kaum 2—3 cm lang. Passive Zerreißungen von Spannungen, die vom Zuwachs der abgehenden Hauptäste herrühren, zerteilen ihn oft noch mehr.

Die Verzweigung im Polster ist bei älteren Exemplaren sehr unregelmäßig aus schon erwähnten Gründen, bei jungen Polstern aber oft recht symmetrisch und regelmäßig ausgebildet; vergl. die von unten photographierten Exemplare (S. 331). Stämme und Äste zeigen meist exzentrisches Dickenwachstum (vergl. Kap. IV, S. 366).

Füllmaterial im Polster. Das Füllmaterial in den Polsterpflanzen kann verschiedener Herkunft und auf verschiedene Art und Weise ins Polster hineingelangt sein (siehe S. 395 f.).

Bei unserem Beispiel besteht es nicht, wie so oft z. B. bei Polsterpflanzen alpiner oder andiner Herkunft aus einer humösen Masse. Humus wird in der Wüste nicht gebildet. Wohl aber findet sich in allen Polstern eine große Menge feinen Sandes von der Art des sehr feinen Flugsandes der Wüste. Dieser Sand ist oft zusammengebacken und knollig geworden und haftet teilweise ziemlich solide und fest an Rinde und Blättern der Sprosse im Inneren der Pflanzen. Bei größeren Polstern ist er durch Beimischung von Pflanzenresten oft etwas humös-bräunlich gefärbt.

Dieser Sand ist vom Wind in das Polster hineingetrieben worden. Schon die ganz kleinen Pölsterchen sind dicht von ihm erfüllt. Die Anabasispolster wachsen ja im Deflationsgebiet der

Wüste, und der Wind bewegt diesen Sand mit sehr großer Kraft. Bei Regen wird der Sand vollends ins Innere des Polsters geschwemmt und erfüllt alle Lücken. Dieses Zusammenwirken von Einblasen und Zusammenschwemmen bringt die oft so kompakte Sandfüllung zustande. Sie kann so hart und starr werden, daß beim Zertrümmern der harten Stücke der Bruch oft, der Härte des Füllmaterials folgend, quer durch den Lauf der Äste erfolgt.

Die oberste, lebende Schicht des Polsters ist sandfrei, dadurch, daß der Wind hier den Sand wegführt, wenn er nicht vom Regen ins Innere des Polsters geschwemmt wird.

Im Polster selbst funktioniert der Sand den atmosphärischen Niederschlägen gegenüber ganz ähnlich wie der Schwamm aus alten Blättern (vergl. S. 342).

Die alten Blätter selbst funktionieren auch als Füllmaterial und können diesem zugezählt werden; Steinchen oder dergleichen habe ich dagegen nie in diesen Polstern gefunden, das anorgane Material scheint rein nur durch Wind eingeführt zu sein.

Härte und Festigkeit der Polster der *Anabasis* sind ziemlich verschieden, je nachdem man es mit trockenen oder durchfeuchteten Exemplaren zu tun hat. Im letzteren Fall sind die Blätter ziemlich weich, und es ist der Anteil dieses Faktors an den die Härte zustandebringenden Umständen ziemlich klein. Die feuchte Epidermis ist nämlich lederig weich, die trockene hart und spröd.

Am trockenen Polster ist die Härte so bedeutend, daß ein Eindringen mit einem feineren Instrument (Messer, Nadel) nicht möglich ist und stärkere Hilfsmittel verwendet werden müssen. Immerhin erreichen die Polster nicht die Härte und Festigkeit, wie sie Reiche von südamerikanischen Polstern berichtet (S. 395).

Von den Härte und Festigkeit der Polster veranlassenden Faktoren kommen also für die *Anabasis* in Betracht: Härte der Blattepidermis und Festigkeit des Blattbaues überhaupt (mechanisches System stark entwickelt), also Härte der Pflanze selbst; Kompaktheit der Blatt- resp. Sproßanordnung, Unverschiebbarkeit der Blattsäulchen; Füllmaterial (feiner Sand, der alles ausfüllt). — Nicht in Betracht kommen Harze, die gelegentlich bei Polsterpflanzen eine große Rolle spielen.

Wirkung des Füllmaterials (Sand und alte Blätter), sowie der Kompaktheit des Wuchses der Pflanze äußeren Einflüssen gegenüber.

Kleine Polster oder Sektoren größerer Polster, mit Wasser durchtränkt, halten eine große Menge desselben fest, und zwar saugen sie sich ziemlich langsam voll. Ob sie 2 oder 24 Stunden im Wasser liegen, macht einen erheblichen Unterschied aus bezüglich des festgehaltenen Wassers. Werden kleine Sektoren größerer Polster einen Tag in Wasser eingelegt, so nehmen sie rund 50—70% des Eigengewichts an Wasser auf, das sie nun nicht mehr tropfenweise abgeben, sondern nur noch durch allmähliche Verdunstung. Es handelt sich dabei um einen physi-

kalischen Vorgang. Haare, Sand und Schwamm alter Blätter halten kapillar Wasser zurück.

Man kann sich nur fragen, ob für den Zweck der Festhaltung von Wasser — ganz abgesehen noch von dessen Zweckmäßigkeit — es besser ist, wenn ein Schwamm alter Blätter vorhanden ist, oder wenn diese meist zugrunde gegangen und nur Sand Füllmaterial ist. Folgende Zahlen sind Resultate eines einfachen Experimentes in dieser Hinsicht. Sie orientieren über Aufnahmefähigkeit von Wasser und Abgabegeschwindigkeit desselben, indem ein reichbeblätterter Sektor eines Polsters, dessen alte Blätter gut erhalten sind (I.), verglichen ist mit einem solchen, wo das nicht der Fall ist, sondern Sand das fast ausschließliche Füllmaterial bildet (II). Das Resultat ist ein nicht a priori zu erwartendes:

Typus	Nach 24 Stdn. Eintauchen von diesem aufgenommen % des Eigengewichts (Sättigung)	Von diesem Wasser abgegeben nach Stdn. — Proz.							
		1×48	2×48	3×48	5×48	6×48	8×48	9×48	10×48
I.	71,0 %	41,3	56,6	67,3	79,1	89,1	96,2	98,1	Alles
II.	51,5 %	48,3	67,7	79,6	90,9	98,1	Alles		

Sand hält somit das Wasser weniger gut zurück als die beblätterte Pflanze und nimmt auch weniger Wasser auf. (Kontrollversuche bestätigten die obigen Zahlen, doch ist es nicht nötig, sie mitzuteilen. Der Versuch wurde so ausgeführt, daß die Sektoren locker mit Watte in einem Becherglas befestigt wurden, dessen Boden stets etwas feucht war, damit nur durch die natürliche Oberfläche der Pflanzen Wasser verdunste.)

Es fragt sich nun, inwieweit das aufgenommene Wasser imstande ist, die Reaktion des Polsters auf äußere Einflüsse, zumal Temperatureinflüsse, zu verändern. Es seien einige diesbezügliche Versuche angeführt. Kleine, tote Polster werden, zumteil in Sand steckend, zumteil einem Becherglas aufsitzend, den verschiedenen Temperaturen verschiedener Tageszeiten ausgesetzt.

1. Experiment. Polster I lufttrocken, Polster II 10 Minuten lang stark durchnäßt und dann abgetropft. Die beiden Polster werden von 12—2½ der direkten Besonnung ausgesetzt[1]) (3. Mai). Temperaturen der Polster gemessen durch ein ca. 1 cm tief eingestecktes feines Thermometer = I. 30,6° C. II. 24,7° C. Differenz zwischen nassem und trockenem Polster bei 2½ stündiger Besonnung 5,7° C.

[1]) Natürlich wurde nach der Benetzung der Polster stets gewartet, bis das nasse die Temperatur des trockenen angenommen hatte, bevor man sie der Sonne resp. der Nacht aussetzte.

2. Experiment (4. Mai). $11^1/_2$—$2^1/_2$ Uhr der Sonne ausgesetzt, die aber zeitweise hinter Wolken verschwindet: Polster I, II wie oben; Polster III fast trocken, vor zwei Tagen kurz benetzt worden. Temperaturen: I. 28° C, II. 25° C, III. 27,2° C, sowie zugleich noch zwei weitere Pflanzen IV (trocken), V (stark naß), welche 29,1° resp. 24,9° erreichen.

3. Experiment: Zwei Polster, I und II, das erstere trocken, das zweite naß, werden am Abend der frischen Luft ausgesetzt und über Nacht belassen (3.—4. Mai). Die Morgentemperaturen der Polster waren dann: I 12°, II 10°. Das zweite hatte sich also stärker abgekühlt, das Wasser hatte nicht ausgleichend gewirkt, weil die Nacht ziemlich trocken und klar, aber nicht sehr kalt war, so daß die Abkühlung durch Wasserverdunstung stark war. Nur wenn die Temperatur der Nacht rasch und stark abgenommen hätte, wäre das Wasser im Polster II zu seiner ausgleichenden Wirkung gelangt, wie sie in der Natur vorkommen dürfte.

Sodann ist ein weiterer Punkt von ökologischer Bedeutung: es ist der Einfluß eines dichten Polsters und besonders eines feuchten Polsters auf den Untergrund, den Boden, in dem die Pflanze wurzelt.

Die Evaporationskraft in der Wüste ist groß. Der Boden gibt leicht die oberflächliche Feuchtigkeit an die Luft ab. Zwischen den Kräften, die zur Verdunstung führen und denen, die das Wasser kapillar und durch Adhäsion im Boden festhalten, tritt in gewissen Tiefen desselben ein Gleichgewichtszustand ein; bis dorthin reicht die „lufttrockene Schicht“ des Bodens (vergl. z. B. Macdougal, p. 90). Tiefer wird viel Wasser durch kapillare Kräfte und Adhäsion festgehalten. Dieses scheint vielen Wüstenpflanzen doch zugänglicher zu sein, als man im allgemeinen anzunehmen geneigt ist (vergl. besonders Fittings Arbeit). Das über dem Boden lagernde Polster hat nun, so lange es feucht ist und Wasser abzugeben imstande ist sowie auch nachher, insofern es die direkte Insolation des Bodens und die direkte Verdunstung aus demselben hemmt, eine stark verzögernde Wirkung auf die Bildung der genannten lufttrockenen Schicht. Es hält den Boden feucht, feucht nicht sowohl für unsere unmittelbare Wahrnehmung, aber für die Pflanze mit ihren starken Absorptionskräften; der Boden bleibt länger „physiologisch feucht“.

Es ist zur Zeit nicht, und vielleicht nie möglich, diesen Einfluß der Polster auf den unterliegenden Boden zu messen. Man wird ihn nicht überschätzen dürfen. Es handelt sich, wie bei dem eben besprochenen Punkt, um eine Verbesserung der Lebensbedingungen, die bei weitem nicht für sich den Wert einer existenzermöglichenden Bedingung hat.

B. Morphologie der Wurzel.

Die Morphologie der Wurzel festzustellen ist mir nur sehr ununvollständig möglich gewesen. Nicht bekannt ist mir die Ausbreitung und Verzweigung der Wurzeln in der Tiefe, wohl aber ist der Haupttypus der Wurzeln zu erkennen: Es ist der in mehr oder weniger größere Tiefe senkrecht vermittelst einer Pfahlwurzel absteigende Typus (vergl. die instruktiven Exemplare

jüngerer Pflanzen [photographiert b. S. 331], sowie die ganz jungen Pflanzen (Taf. XII, Fig. 4). Eigentümlich ist allenfalls auch der Mangel einer äußerlichen Scheidung von Stamm und Wurzel.

Die Exzentrizität des Stamms im Alter findet sich auch bei der Wurzel, wenigstens deren oberen Partien, die zugänglich waren, stets.

An einem Exemplar, das ca. 15 cm Durchmesser hatte, wurde übrigens beobachtet, daß sich die Wurzel schon in 1 dm Tiefe unter der Erdoberfläche in zwei Teile spaltete. Es ist also bei diesem Exemplar nicht anzunehmen gewesen, daß es sehr tiefe Schichten erreicht habe, denn durch diese Teilung verjüngten sich die Wurzeln rasch.

(Anmerkung zum morphologischen Teil.)

Blüte und Frucht der Pflanze zu untersuchen, lag nicht im Plan der Untersuchung; frisches Blütenmaterial stand mir auch nicht zur Verfügung. Es sei mit Bezug auf Blüte und Frucht auf die systematischen Werke verwiesen, besonders auf Bunges Revisio, wo eine ausführliche Diagnose diese Teile der Pflanze bespricht. Einzig eine biologische Bemerkung sei zur Ergänzung beigefügt. Die Samen, die nur auf größeren Polstern gefunden werden (nach meinen freilich spärlichen Erfahrungen müssen sie 23—30 cm Durchmesser erreicht haben), sitzen sehr fest in den Achseln der Blätter oder scheinbar an den Spitzen endständiger Triebe, ganz in den Haarfilz eingesenkt und beim Herausziehen die runde Höhlung der Frucht hinterlassend. Sie lassen sich nur schwer herausziehen, und es ist völlig rätselhaft, wie sie verbreitet werden. An ein Freiwerden durch Wind ist doch nicht gut zu denken bei diesem Wuchs und der geschützten Lage der Samen (vergl. den analogen Fall der *Alsine sedoides* bei Schröter, p. 578). Es wäre möglich, daß bei der leichten Brechbarkeit der Sproßspitzen die Samen mit solchen Bruchstücken durch streifende Tiere verbreitet würden. Die Sache könnte nur durch Beobachtungen an Ort und Stelle geklärt werden.

Auf dem Polster findet man die Früchte unregelmäßig auf der ganzen Oberfläche verteilt, eine bestimmte Anordnung der Blüten tritt also nicht auf (im Gegensatz zu manchen Azorellapolstern), die Blüten selbst erheben sich nicht über die Oberfläche des Polsters, sie sitzen in den Achseln der Blätter und an der Spitze der Zweige scheinbar endständig.

IV. Kapitel.

Anatomie und Entwicklungsgeschichte.

A. Der oberirdischen Organe.

I. Blattanatomie.

Auf dem Querschnitt durch das Blatt im obern rundlichen Teil desselben (Fig. 1 u. 5, Taf. XIII) lassen sich von außen nach innen

folgende 7 Schichten von Geweben unterscheiden: 1. die mehrschichtige Epidermis, 2. unter derselben eine Schicht farbloser, dünnwandiger, äußerer Wassergewebezellen, 3. eine Schicht von Palissadenzellen und darunter, 4. eine Sammelzellschicht, an welche sich 5. eine nicht ganz kontinuierliche Schicht von Gefäßbündeln anlegt. Hierauf folgt 6. das innere Wassergewebe und das Zentrum bildet 7. ein zentraler Bastfaserstrang mit Gefäßbündeln.

Der Querschnitt durch die tieferen Partien des Blattes, dem den Stengel umfassenden Blattgrund genähert, ist schematisch dargestellt in Figur 1. Er zeigt die veränderte Topographie der Gewebe in den unteren Teilen des Blattes, die bei der folgenden Besprechung der einzelnen Gewebe berücksichtigt werden soll.

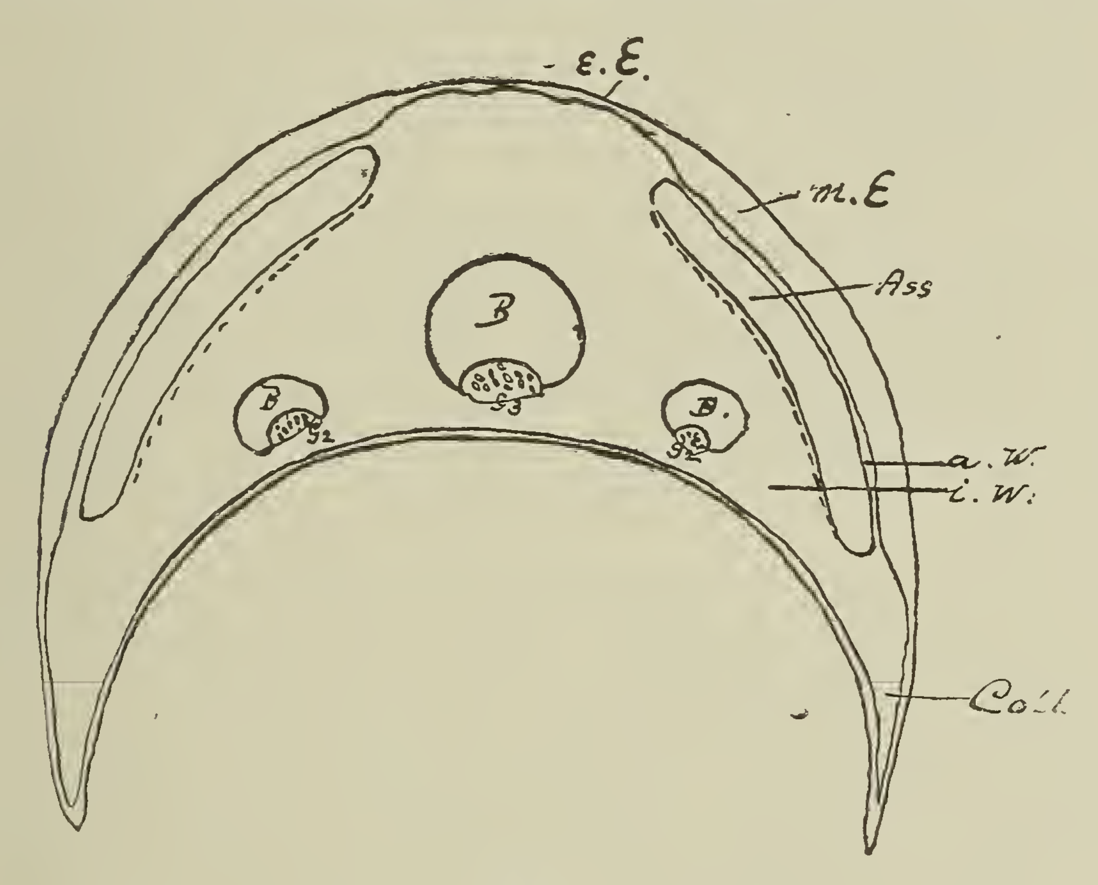


Fig. 1.
Querschnitt durch den unteren Teil des Blattes.
e. E. einschichtige Epidermis: *m. E.* mehrschichtige Epidermis; *a.W.* äußeres, *i.W.* inneres Wassergewebe; *Coll.* Collenchym; *B* Bast; G_2 G_3 Gefäßbündel. Vergr. 60 mal.

1. Die Epidermis. Die Epidermis des Blattes zeichnet sich vor allem dadurch vor derjenigen der meisten übrigen Chenopodiaceen aus, daß sie, stellenweise wenigstens, mehrschichtig ist. Volkens (1892, S. 39) und Solereder geben Einschichtigkeit als Regel an, immerhin kennt Volkens bereits Internodien gewisser *Salsoleae* mit mehrschichtiger Epidermis (1887. Taf. XI, Fig. 6). Die Radialreihung der Epidermiszellschichten ist, sofern nicht besonders große Kristalldrusen sie stören, eine genaue, es zeigt ferner die Entwicklungsgeschichte des Blattes, daß die Zellen einer Radialreihe durch Teilungen auseinander hervorgehen und die äußersten Zellen die ältesten, nach außen geschobenen sind, so daß man von einer mehrschichtigen Epidermis sprechen darf. Im Mittel ist die Epidermis etwa fünf- bis sechsschichtig, doch kann sie gelegentlich nur vier oder bis acht Zellschichten bilden. Im

allgemeinen ist die Blattoberseite im vorderen Teil des Blattes am mächtigsten entwickelt, was die Zahl der Epidermiszellschichten anbetrifft. Es ist das die dem direkten Licht am meisten ausgesetzte Partie des Blattes. Mehrschichtig ist die Epidermis überall da, jedoch auch nur da, wo unter ihr das Blatt Assimilationsgewebe aufweist, zugleich sind das im allgemeinen alle diejenigen Partien des Blattes, wo Licht zutreten kann; dazu kommen freilich auch noch solche, wo, wenn die Beblätterung dicht und gedrängt ist, Licht kaum mehr zutritt. An den Stellen, wo im Innern des Blattes das Assimilationsgewebe aufhört, endet oberflächlich auch die mehrschichtige Epidermis ziemlich scharf und macht einer einfachen, einschichtigen Platz (vergl. Fig. 1 und 2).

Überall ist die Epidermis von einer gut entwickelten Kutikula überzogen, die indessen — wie es der allgemeinen Regel für die Chenopodiaceen entspricht (Volkens 1892. S. 39) — nicht besonders mächtig wird. Sie erreicht nach meinen Messungen eine Dicke von 3 μ nie, variiert in der Mächtigkeit übrigens auch etwas, am besten ist sie über den mehrschichtigen Partien der Epidermis ausgebildet. Dasselbe gilt auch für die Zelluloseverdickungen der Epidermiszellen. Dieselben erreichen bei den äußersten Zellen der mehrschichtigen Epidermis eine bedeutende Entwicklung, so daß die Lumina der Epidermiszellen ziemlich klein werden. (Fig. 5, Taf. XIII, stellt in dieser Hinsicht noch nicht das Maximum dar).

Behandelt man die Epidermis mit konzentrierter Schwefelsäure, so kann man erkennen, daß die Kutikularisierung nicht nur zapfenartig zwischen die einzelnen obersten Epidermiszellen hineinragt, sondern sich überhaupt auf die gesamte Wanderung der äußersten und oft auch noch auf die nächstinnere Zellschicht mehr oder weniger kontinuierlich erstreckt, welcher besondere Umstand einigermaßen die sonst relativ schwache Ausbildung der Kutikula ergänzen mag. In Fig 5, Taf. XIII, ist diese Kutikularisierung angedeutet.

Die Epidermiszellen enthalten häufig Drusen von oxalsaurem Kalk. Darüber vergleiche die Angaben über das Kalziumoxalat (S. 352).

Überall wo die Epidermis mehrschichtig ist, also auch überall wo unter ihr Assimilationsgewebe ist, finden sich in ihr tiefe Gruben, die am Grunde je eine Spaltöffnung enthalten. Diese Spaltöffnungsgruben sind also streng auf die Partien über dem Assimilationsgewebe lokalisiert, mit ihnen auch die Spaltöffnungen. Nie finden sich Spaltöffnungen in der einschichtigen Partie der Epidermis.

Was die Gruben selbst anbetrifft, so orientiert über deren Anordnung ein schematischer Längsschnitt, welcher zeigt, daß die Gruben fast alle etwas bis stark schräg zur Längsachse des Blattes orientiert sind. Sie werden deshalb auf Querschnitten meist nicht in ihrem ganzen Verlauf getroffen (Fig. 1, Taf. XIII). Die um den Ausgang der Gruben gelagerten Zellen der obersten Epidermis-

schicht bilden deutliche Vor- und Emporwölbungen, so daß die Öffnungen der Gruben verengt werden und ihre Tiefe erhöht wird. Nach unten erweitern sich die Gruben, am Grunde sitzt die Spaltöffnung. Einige Zahlen mögen die Form der Gruben veranschaulichen, sie sind gut entwickelten Beispielen entnommen und stellen Maximalwerte dar: Tiefe der Gruben: 95—120 μ (zugleich etwa die Dicke der Epidermis), Breite des Eingangs: 12—20 μ, des Grundes: 40—60 μ. Die Anordnung der Gruben ist eine ziemlich regelmäßig-reihige, was sich auf Präparaten der Epidermis, die durch kurze Behandlung mit Schulzeschem Mazerationsgemisch abgezogen worden ist, gut erkennen läßt. Die ganze Grube (inkl. die ihr zugekehrte Wand der Schließzellen) ist von der kontinuierlichen Kutikula überzogen, die hier stets ihre maximale Ausbildung erreicht. Nach Behandlung mit Schwefelsäure erhält man daher als Überrest der Epidermis eine Reihe von Kutikularsäcken, verbunden durch die Kutikularreste der übrigen oberflächlichen Epidermiszellen.

Die Spaltöffnungen sind sehr einfach gebaut. Nebenzellen von besonderer Differenzierung sind wie bei den Chenopodiaceen meistens nicht ausgebildet. Bemerkenswert ist nur die Anordnung der Schließzellen: Sie sind wie bei vielen anderen Chenopodiaceen alle quer zur Längsrichtung des Blattes orientiert. Die Einsenkung der Spaltöffnungen kommt durch die sukzessiven Teilungen der umliegenden Epidermiszellen mit der Bildung der mehrschichtigen Epidermis zustande.

Die Bedeutung dieser Einrichtung für die Herabsetzung der Transpiration ist nach der eingehenden, neueren Untersuchung von O. Renner klar. Das Beispiel der *Anabasis* ist wohl eines der besten für den Fall der Einsenkung der Spaltöffnungen. Die starke Kutikularisierung der Gruben erhöht deren Wirkung, und die starke Verengung der Gruben am Ausgang setzt zwar, wie wir jetzt wissen, nicht die Transpiration direkt herab, ist aber bei Wind — und solchem ist die *Anabasis* immer ausgesetzt — insofern vorteilhaft, als die gesättigte Luft in den Gruben weniger leicht entfernt werden kann. Die Wirkung der Gruben ist besonders groß bei relativ offenen Spaltöffnungen (vgl. die Kurven bei Renner, p. 526), was ganz besonders von Wert ist, da diese doch der Aufnahme von Co_2 wegen oft geöffnet sein müssen. Der zur Längsachse des Blattes schiefe Verlauf der Gruben gegen die Spitze des Blattes zu ermöglicht eine relative Verlängerung derselben an den exponiertesten Teilen des Blattes.

Die maximale Dicke der Epidermis ist 100—120 μ.

Anhänge der Epidermis sind die Haare der Pflanze. Sie finden sich nur an Stellen, wo die Epidermis einschichtig ist, entspringen also an Stellen, die dem Licht nicht ausgesetzt sind, und sind deshalb am Sproß nicht ohne weiteres wahrnehmbar. Es sind einfache, einzellreihige Haare, die sich am Grunde zwischen die Epidermiszellen einkeilen, ohne durch irgend eine Differenzierung sich anatomisch etwa als wasserabsorbierende Haare zu dokumentieren. Mit den von Volkens besonders beschriebenen wasser-

aufnehmenden Haaren mancher Wüstenpflanzen haben sie nichts gemein (vergl. Volkens, 1887. p. 33).

Die Bedeutung dieser Haare liegt einzig in der Schutzwirkung für die jungen, sich entwickelnden Blätter und für die Stellen der Verwachsung von Stengel und Blatt, Schutzwirkung besonders gegen die Verdunstung von Wasser, bewirkt durch Trockenheit der Luft und den Wind.

Eine Aufnahme von Wasser durch diese Haare konnte weder durch Wägungen noch durch Versuche mit Farblösungen irgendwie konstatiert werden, auch ließ ja der anatomische Bau diese Funktion in keiner Weise erwarten.

2. Die unmittelbar auf die Epidermis folgende Schicht farbloser Zellen hat den Charakter eines peripheren Wassergewebes, nur sind die Zellen eher etwas zarter gebaut als beim zentralen. Ihre Zahl stimmt nicht mit den Epidermiszellreihen überein. Volkens in seiner Bearbeitung der Chenopodiaceen (1892. p. 42 und Fig. 19, *D*) erwähnt ähnliche Bildungen von anderen Salsolaceen. Indessen ist der Unterschied in der Größe zwischen den in Frage stehenden Zellen und dem eigentlichen Wassergewebe nicht ein so bedeutender und durchgreifender bei *Anabasis aretioïdes* wie bei der erwähnten Figur von Volkens (von *Salsola longifolia* Forsk.). Volkens hat, in Erwägung, daß er stets viel Oxalatkristalle in den betreffenden Zellen fand, dieselben als Schutzmittel gegen Schneckenfraß aufgefaßt, welche Erklärung auch Solereder übernimmt. Demgegenüber möchte ich folgendes zu erwägen geben von der Betrachtung der *Anabasis* aus: Bei *Anabasis* enthalten Epidermis und zentrales Wassergewebe relativ und absolut mehr Kalziumoxalatkristalldrusen als die in Frage stehende Schicht. Nur wenn diese ausschließlich die Kristalle enthielte, dürfte man sie als besonderes Schutzmittel in Betracht ziehen, was bei *Anabasis* nicht der Fall ist und auch bei den von Volkens untersuchten Pflanzen nicht (p. 42). Ich möchte deshalb für diese Zellen andere Funktionen in Anspruch nehmen: Die Zellschicht steht an allen den Stellen, wo das Assimilationsgewebe endet, in direkter Beziehung mit dem zentralen Wassergewebe, sie ist eine Fortsetzung desselben, die sich zwischen die sehr zarten Palisaden und die relativ starre und feste Epidermis einschaltet, so daß das ganze zarte Assimilationsgewebe allseitig von Wassergewebe gegen Vertrocknung und besonders auch gegen zu starke direkte Beleuchtung und damit Erwärmung geschützt ist. Die Epidermis wird nämlich bei Trockenheit relativ hart und trocken, und es ermöglicht die in Frage stehende Zellschicht dann ein direkteres Zutreten des Wassers des Zentralwassergewebes zu den zarten Palisaden und der Epidermis, besonders den Schließzellen, als wenn dieses nur durch die relativ dickwandigen Sammelzellen hindurch dorthin gelangen würde; denn es führen keine Gefäße zwischen den Sammelzellen durch zu den Palisaden. Die betreffende Schicht läßt auch die Palisaden nicht direkt an die Spaltöffnungen angrenzen, sondern sie bildet eine an Interzellularen reiche Zwischenschicht, so daß nicht alles Wasser,

das überhaupt abgegeben wird, durch das Assimilationsgewebe fließen muß.

3. und 4. Das Assimilationsgewebe zerfällt in zwei Schichten, eine Schicht langgestreckter, schmaler Palisadenzellen und eine Schicht breiterer, stärker gebauter Sammelzellen. Diese beiden Schichten, sowie auch die Schließzellen der Spaltöffnungen enthalten Chlorophyll.

Die Palisadenschicht speziell besteht aus sehr zartwandigen, schmalen und langgestreckten Zellen, die bis zehnmal so lang wie breit werden. Sie sind dicht gestellt, fast interzellularenlos, am Ende gegen das äußere Wassergewebe zu oft ungleich lang ausgebildet. Ihre Länge variiert auch sonst etwas, weil die Sammelzellenschicht oft kleine Vorwölbungen gegen die Epidermis zu bildet, so daß der Raum für die Palisaden etwas enger wird. Dann und wann zeigen sich Interzellularen besonderer Art durch kleine Ein- und Ausbuchtungen der Zellwände (vergl. Fig. 5, Taf. XIII).

Die innere Schicht des Assimilationsgewebes hat den Charakter der bei den *Salsoleae* häufigen „Sammelzellen“. Die Sammelzellen sind zwei- bis dreimal so breit wie die Palisaden, etwa halb so lang und solider und stärker gebaut. Von den etwas verdickten Wänden ist die nach den Palisaden gerichtete Wand, auf der die letzteren stehen, ausgezeichnet dadurch, daß sich in ihr, der Anzahl der daraufstehenden Palisaden entsprechend, viele tüpfelartige Stellen schwächerer Verdickung zeigen.

Länge der Palisadenzellen bis 55 μ, der Sammelzellen bis 32 μ.

5. An die Sammelzellen schließt sich an eine Schicht von Gefäßbündelendigungen. Diese ist nicht ganz kontinuierlich, da und dort tritt das Wassergewebe in direkten Kontakt mit den Sammelzellen. Diese Gefäßbündelendigungen bestehen aus einer Hadrom- und einer Leptomkomponente; es sind Tracheidenzüge und langgestreckte Leitparenchymzellenstränge (Fig. 5, Taf. XIII). In ihrem Verlauf verfolgen sie hauptsächlich die Längsrichtung des Blattes, doch trifft sie der Querschnitt gelegentlich auch in ihrer Längsrichtung. Es ist eine Eigentümlichkeit der *Salsoleae* überhaupt, die sich bei dieser *Anabasis* wiederholt, daß sich die Gefäßbündelendigungen immer in der Weise an das Assimilationsgewebe anlegen, daß die Hadromteile (Tracheiden) direkt an dasselbe (also auch nach außen) gewendet sind. Die Endigungen der Tracheiden sind in selteneren Fällen speicher-tracheidenartig entwickelt; ziemlich oft keilen sie sich noch ein wenig zwischen die Sammelzellen ein, dringen jedoch nie zum Palisadengewebe durch. Ebensowenig habe ich je frei im Wassergewebe endigende Bündel gefunden. Die Endigungen des Leptomteiles sind zartwandig, unverholzt, die Tracheiden spiralig verdickt und verholzt.

Über den Verlauf der Bündel, deren Vereinigung und Eintritt in den Stengel vergl. Seite 356 f.

6. Das Wassergewebe nimmt den gesamten Raum des Blattes zwischen Assimilationsgewebe und zentralem Bastfaserstrang ein. Es ist als ein inneres zu bezeichnen (Haberlandt, p. 367)

und gehört zum letzten der drei von Volkens (1892. p. 42) unterschiedenen Typen des Speichersystems für Wasser.

Die Zellen dieses Gewebes sind farblos. Die Dicke der Zellwandungen ist etwas ungleich bei einzelnen Blättern wie an verschiedenen Stellen innerhalb des Blattes, gelegentlich ist Neigung zur Kollenchymbildung zu beobachten; in typisches Kollenchym geht das Wassergewebe über an den Stellen, wo die gegenständigen Blätter, nach unten breiter werdend, den Stengel umfassen und sich vereinigen, die betreffende Stelle hat ein etwas häutiges Aussehen und besteht aus typischem Kollenchym, das dort eine festigende Rolle zu spielen hat gegen das Zerreißen der Verwachsungsstelle der Blätter. Die Verdickung der Zellwände besteht aus Zellulose. Wo auch die als Wasserspeicher wohl mehr denn als Stütze dienenden Zellen dieses Gewebes etwas verdickt sind, zeigen sie einfache, große, ovale Tüpfel.

Was die Gestalt dieser Zellen anbetrifft, so ist ihre Größe sehr verschieden, sie sind isodiametrisch oder ziemlich häufig in der Längsrichtung des Blattes etwas gestreckt. Die für manche Wassergewebe charakteristische Fältelung der Zellwände bei Wassermangel wird selten beobachtet, da aus noch zu erörternden Gründen ein Zusammensinken dieses Gewebes im allgemeinen nicht stattfindet.

7. Der zentrale Bast„strang" des Blattes, im untern Teil desselben von zwei Seitensträngen begleitet, die sich mit ihm nach unten vereinigen, seine Mächtigkeit jedoch nicht erreichen, besteht wie jene aus prosenchymatischen, stark verdickten, schwach einfach getüpfelten Bastfasern. Diese Zellen haben ausschließlich Stützfunktion und sind stark verholzt.

Entwicklungsgeschichtlich ist die sehr frühzeitige Entwicklung des Bastes im Blatt bemerkenswert. Sie eilt der Differenzierung der übrigen Gewebe voraus, mit Ausnahme einzig der Epidermis, die sich ebenfalls frühzeitig differenziert.

Der Stachel des Blattes ist die direkte Fortsetzung des Blattbaststrangs, und in seinen inneren Partien läßt er die einzelnen Fasern oft noch erkennen. Er ist in den äußeren Schichten freilich ziemlich hyalin und kutikularisiert und gibt keine Holzreaktion mehr.

Zu diesem zentralen „Baststrang" kommen im unteren Teil des Blattes noch zwei seitliche Stränge; die tieferen Partien des Blattes enthalten deren drei, wie Figur 1 zeigt. Diese vereinigen sich nach unten mit dem zentralen Strang und enden nach oben frei in den den Stengel umfassenden Flanken des Blattes. Sie sind wie der zentrale Strang von Gefäßbündeln begleitet.

Hier mag der Verlauf der Gefäßbündel im Blatt kurz dargestellt werden. Es ist schon gesagt, daß überall an das im oberen Teil des Blattes kuppenförmig ausgebildete Assimilationsgewebe an der Innenseite desselben sich ein Netz von Gefäßbündelverzweigungen anlegt. Diese Verzweigungen sammeln sich und suchen nun an verschiedenen Stellen die Verbindung mit dem zentralen Bastfaserstrang. Wie Fig. 4, Taf. XIII, zeigt, geschieht das in der Weise,

daß die Bündelstränge durch Wassergewebe hindurch der Oberseite des Blattbastes zustreben; die vom Assimilationsgewebe der Oberseite des Blattes kommenden erreichen ihn direkt, die andern, indem sie auf irgend einer Seite um den Strang herum zu den ersteren stoßen, alle vereinigen sich zu dem den Strang begleitenden Bündel (Querschnitte Fig. 2 und Taf. XIII, Fig. 1). Das Assimilations-

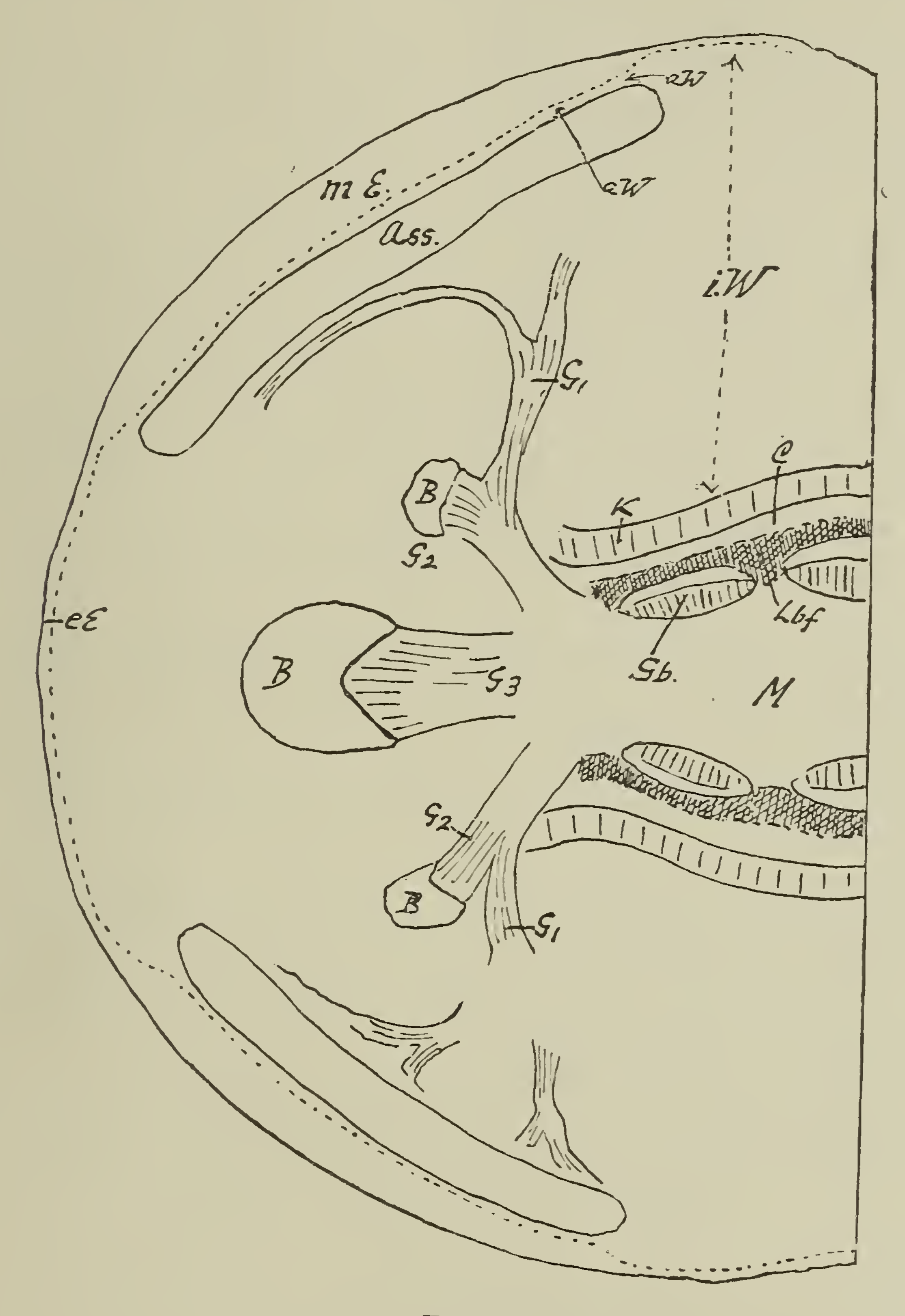


Fig. 2.
Querschnitt durch den Sproß.
m. E. mehrschichtige Epidermis; *e. E.* einschichtige Epidermis; *Lbf* Libriform und sklerifizierter Pericykel; *C* Cambium und sek. Parenchym; *K* Kork; *B* Bast; G_1-G_3 Gefäßbündel; G_1 zum Assimilationsgewebe des Stengels führend, G_2 zu den seitl. Strängen von Bastfasern, G_3 zu dem zentralen Bastfaserstrang führend.
Vergr. ca. 90 mal.

gewebe des unteren Teiles des Blattes ist innerviert durch Bündel, die sich den seitlichen Bastfaserzügen des Blattes anschließen, und das des Stengels wiederum durch besondere Bündel (vergl. Fig. 2).

Die Innervation des Assimilationsgewebes[1]) an der Spitze des Blattes, besonders im oberen Teil, geschieht also so, daß ein Teil des Bündels den Blattbaststrang bis zur Spitze des Blattes begleitet und von dort an das Assimilationsgewebe herantretend demselben entlang sein Netz von Verzweigungen nach rückwärts (abwärts, das Blatt aufrecht gedacht) ausbreitet. Es kommt so, da auch die tiefer schon abzweigenden Äste des Bündels sich in ähnlicher Weise an das Assimilationsgewebe anlegen und verzweigen, auch eine Art Kuppe oder Glocke des Bündelsystems des Blattes zustande, über die die Glocke des Assimilationssystems gestülpt ist. (Kombination der Figuren 4, Taf. XIII, und 1, Taf. XIII.)

Unmittelbar vor der Stelle, wo das Blatt mit dem Stengel verwächst, treffen die Bündelstränge des Blattes (ein zentraler, dem zentralen Bast folgender, zwei seitliche, aus den seitlichen Bündeln sich sammelnde Stränge) zusammen und treten vereinigt mit den vom Assimilationsgewebe des Stengels kommenden Bündeln (Fig. 2) in den Stengel ein (vergl. weiter S. 356).

Im Anschluß an diese Besprechung der einzelnen Gewebe mag noch ein besonders starkes Vorkommen von Kalkoxalatdrusen in denselben erwähnt werden. Drusen von Kristallen, meist morgensternförmig durch gröbere, gelegentlich feiner gebaut durch kleinere Kristalle, sind sehr häufig in den primären Geweben der *Anabasis* zu finden. Gelegentlich sind innere Partien der Drusen mehr radialgestreift, während außen stets eine Schicht mehr oder weniger größerer scharfkantiger Kristalle sitzen. Auch unregelmäßig gebaute Aggregate von Kristallen finden sich, seltener Einzelkristalle, nie habe ich Sphaerite beobachtet, nie mit Sicherheit Kristallsand, wenn auch gelegentlich Conglomerate feinkörniger Kristalle.

Bemerkenswert ist die Menge des Oxalats und besonders auch die Größe einzelner Drusen. Was die letztere anbetrifft, so war das von mir gemessene Maximum des Durchmessers der Drusen fast 200 μ (= mehr als die Dicke der Epidermus plus das gesammte Assimilationsgewebe).

Die größten Drusen finden sich im zentralen Wassergewebe. In der Epidermis erreichen sie etwa 36 μ Durchmesser (= zirka 45 % der Epidermisdicke). Die Hauptmenge der Oxalatkristalle findet sich im zentralen Wassergewebe, ziemlich viele auch in der Epidermis, weniger (oft allerdings in einzelnen Fällen auch sehr viele) in dem peripheren Wassergewebe. Keine Drusen, und nur selten Einzelkristalle, finden sich im Assimilationsgewebe, keinerlei kristallisiertes Oxalat in den Tracheiden und dem Leitparenchym der Gefäßbündelendigungen. Was die absolute Menge anbetrifft, so wird dieselbe vielleicht am besten verständlich, wenn man sagt, daß bis fast die Hälfte der Wassergewebezellen der unteren Hälfte des Blattes mit Kristallen erfüllt sein können. Im oberen Teil des

[1]) Dieser Ausdruck scheint mir, da man ja auch von Blatt„nerven" spricht, durchaus geeignet, besonders für solche Fälle, wo ein so intimer direkter Zusammenhang des Gefäßbündelsystems mit dem Assimilationssystem auftritt wie hier.

Blattes sind gewöhnlich etwas weniger Kristalle vorhanden, doch sind dort die größten Drusen ausgebildet. Der Besprechung des Stengelbaues mag vorweg genommen werden, daß besonders das Mark enorm viel Kalziumoxalat aufweist. Weit mehr als die Hälfte der Zellen sind dort von einer Fülle von Drusen erfüllt, so daß das Mark stellenweise einem einzigen Kristallschlauch gleichsieht.

Dieses Kalziumoxalat ist nach der Terminologie von Kohl und Schimper (Kohl. p. 417) primäres. Es findet sich schon in ganz jungen Blättern und Sproßspitzen, und selbst die größten Drusen müssen sich noch zur Zeit des Wachstums des Blattes entwickelt haben, denn nirgends wird beobachtet, daß die benachbarten Zellen durch die Entwicklung der großen Drusen in einer Zelle etwa zusammengepreßt wären. Am ehesten scheint dies etwa noch in der Epidermis selten der Fall zu sein. Ob sekundärer oxalsaurer Kalk gelegentlich im Assimilationsgewebe zu bestimmten Vegetationszeiten in nennenswerter Menge sich findet, kann ich nicht sagen, in meinen im Frühling gesammelten Exemplaren fand ich selten Einzelkristalle im Assimilationsgewebe, nie aber Drusen. Das von Kohl als tertiäres Kalkoxalat bezeichnete Vorkommen derselben in der Nähe der Bastfasern, im Kollenchym etc. (Kohl p. 43) habe ich nicht konstatiert bei *Anabasis*.

Zusammenfassung der Topographie der Gewebe im Blatt.

Charakteristisch am Blatt der *Anabasis aretioïdes* ist ganz besonders der Bau des oberen Teiles des Blattes, der einen eigentümlichen glockenförmigen Typus zeigt. An einem starken, zentralen Baststrang, der als Pfeiler des Ganzen fungiert, ist eine glockenförmige Kuppe aus starker, mehrschichtiger Epidermis angehängt, die sich starr an den Pfeiler anschließt. Ein Schrumpfen des Blattes ist so nur in relativ geringem Maß möglich, auch die alten, toten Blätter behalten ihre Form ziemlich bei; zudem ist die trockene Epidermis sehr hart und widerstandsfähig gegen äußere Einflüsse. An diese Schutzschicht der Glocke schließen sich nun drei Schichten von Geweben an, die ebenfalls den glockenförmigen Bau zeigen: äußeres Wassergewebe, Assimilationsgewebe und Netz der innervierenden Bündelverzweigungen.

Dann erst folgt das den Rest des Hohlraums ausfüllende innere Wassergewebe.

Dieser Bau ist nur dem oberen, eigentlich vom Stengel sich abhebenden Teil des Blattes eigen. Der untere, stengelumfassende Teil zeigt auf der Außen- oder Unterseite die Stellen mehrschichtiger Epidermis noch soweit das Assimilationsgewebe reicht, das sich dann in zwei Streifen spaltet, die sich ins Internodium fortsetzen (Fig. 1). Auch am Internodium ist die Epidermis mehrschichtig über dem Assimilationsgewebe (durch die punktierte Linie der Figuren 1 und 2 angedeutet).

Das gegenseitige Miteinanderauftreten des Assimilationsgewebes und der mehrschichtigen Epidermis ist bemerkenswert.

Bezüglich des Zusammenhanges von äußerem und innerem Wassergewebe sei noch bemerkt, daß das erstere nur an den Stellen mit dem letzteren in Verbindung ist, wo das Assimilationsgewebe endet, also an den (Unter)rändern der Kuppe dieses Gewebes, so daß das Assimilationsgewebe also nicht vom Wassergewebe durchbrochen wird. Übrigens reicht auf der Unterseite des Blattes, wie auch Fig. 4, Taf. XIII schematisch zeigt, die Kuppe etwas tiefer hinab. Es ist das die Stelle, wo sich die zwei Streifen Assimilationsgewebe in den Stengel hinab fortsetzen. So kann auch ein Bild zustande kommen mit einem Streifen Assimilationsgewebe auf der Unterseite.

II. Anatomie des jungen Sprosses
(exkl. Blatt und sekundäres Dickenwachstum).

Rinde und Zentralzylinder sind nicht durch einen nach außen durch eine Stärkescheide scharf begrenzten Pericykel getrennt. Nach Fischers Untersuchungen ist das bei etwa 32 % der Dikotyledonen der Fall. *Anabasis aretioïdes* gehört nicht zu diesen. Auch am jungen Sproß, ganz in der Nähe des Vegetationskegels ist eine Stärkescheide nicht nachweisbar. Immerhin ist die Grenze zwischen Rinde und Zentralzylinder insofern auf ein bis zwei Zellschichten genau bestimmbar, als Größe, Form und Lage der Zellen des Zentralzylinders sich von denen der Rinde, die Wassergewebestruktur haben, recht gut unterscheiden (Fig. 2, Taf. XIII); die Zellen des Pericykels, der äußersten zum Zentralzylinder zu rechnenden Schicht, sind kleiner, zarter und in der Größe unter sich viel gleichartiger gebaut als die der Rinde. Zur Festlegung der Grenze dient an manchen Stellen auch der primäre Bast, wie zu erwähnen sein wird.

1. Die primäre Rinde besteht aus einem Wassergewebe, das vom Zentralzylinder bis zur Epidermis reicht (Fig. 2). Dieses Gewebe stimmt vollständig mit dem Wassergewebe des Blattes überein, dessen kontinuierliche Fortsetzung nach unten es ja auch bildet. Diese ganze Rinde kann aufgefaßt werden als gebildet von den den Stengel umfassenden und an ihm herablaufenden Blattbasen, aus denen die Gefäßbündel in den Zentralzylinder übergetreten sind. Das Assimilationsgewebe des Blattes zieht sich demgemäß auch in den zwei schon erwähnten Streifen in die „Stengelrinde" hinab (Fig. 2); freilich enden diese Streifen vor dem Eintreten der aus dem nächstunteren Blattpaar eintretenden (also vor dem Knoten, im Internodium), so daß auch Querschnitte durch den Stengel möglich sind, deren primäre Rinde kein Assimilationsgewebe mehr enthält.

Die primäre Rinde enthält gegen ihre innere Grenze zu stets eine Anzahl typisch ausgebildeter Bastfasern, die in ihrer Entwicklung sehr frühzeitig auftreten, längst vor den zu erwähnenden Vorgängen im Pericykel, im Zentralzylinder. Es sind dies einfach die unteren Enden der Blattbastfaserzüge (Fig. 12, Taf. XIII; Blattbastfasern, die schon oben besprochen sind), die sich mit dem Austritt aus dem Blatt in den Stengel mit den sie begleitenden Ge-

fäßen vereinigen. Wie das Assimilationsgewebe enden sie im Internodium, nachdem sie sich auch gegenüber dem Blatt, wo sie keulenförmig entwickelt sind, ziemlich verjüngt haben. Sie legen sich direkt an den Pericykel resp. den aus diesem entspringenden Kork (s. u.) an und repräsentieren an ihrer Innenseite die innere Grenze der Rinde. Dieser primäre Blatt- resp. Rindenbast ist also nirgends in Kontakt mit dem mechanischen Gewebe des Zentralzylinders. Er endet in der Rinde, und wie er trotzdem Festigung und Stützung des jungen Sprosses in Verbindung mit der Epidermis vollzieht, soll unten gezeigt werden.

Neben dem zu Strängen vereinigten Bast treten einzelne zerstreute Bastfasern oder kleine Gruppen von solchen in der inneren Partie der Rinde, ebenso wie einzelne mehr isodiametrische, aber stark sklerifizierte Steinzellen, gelegentlich auf.

2. Was nun den Zentralzylinder anbetrifft, so kann ich auf die Streitfrage, inwieweit die mit dem Ausdruck „Pericykel" bezeichneten Gewebe des Stengels homolog sind mit den gleich oder Perikambium genannten Geweben der Wurzel, natürlich nicht eingehen. Den Gebrauch des Ausdrucks Pericykel für dem Perikambium im Stengel homologe Gewebe haben die Franzosen (besonders durch Morot) eingeführt. Er ist von wenigen deutschen Forschern aufgenommen worden, andere haben die Homologisierung der betr. Gewebe bekämpft, so besonders Fischer, der den sehr akzeptierbaren Vorschlag gemacht hat, den Ausdruck Perikambium auf die betreffenden Gewebe der Wurzel, den Ausdruck Pericykel auf die des Stengels anzuwenden, die Homologisierung der Gewebe durch Morot u. a. aber nicht anerkennen will. Dabei läßt er aber doch einen bedeutenden, für diese sprechenden Grund außer acht: nämlich den Ursprung des ersten extrafaszikulären Kambiums vieler Pflanzen mit sog. anormalem Dickenwachstum aus dem Pericykel des Stengels und dem darin mit diesem homologen Perikambium der Wurzel. Dies scheint mir aber immerhin für viele Dikotyledonen in verschiedenen Familien ein beachtenswerter Punkt zu sein, so daß vielleicht die beiden in Frage stehenden Gewebe doch in mehr als nur ihrer Lage einander entsprechen.

Fig. 2, Taf. XIII stellt einen Teil des Zentralzylinders im Querschnitt durch ein junges Stadium desselben dar. Es folgen sich dort auf die äußere primäre Rinde eine Schicht von Zellen, von denen nicht immer ohne weiteres klar ist, ob sie noch zur Rinde oder zum Pericykel gehören, dann ein extrafaszikuläres Kambium, dann der innere Teil des Pericyclus, der eben in einzelnen Zellen sich zu sklerifizieren beginnt, und darauf ein einfaches Bündel: zartwandiges Leptom, Kambium, zu innerst Gefäße (Hadromteil des Bündels); endlich das Mark, das die Struktur der äußeren primären Rinde hat.

Ein noch jüngeres Stadium würde die ganze Schicht zwischen Rinde und Bündel einheitlich und noch undifferenziert zeigen, die Verbindungsstrahlen zwischen diesem Pericykel und dem Mark zwischen den Bündeln durch (das interfaszikuläre Gewebe) ist

histologisch dem Pericykel ganz ähnlich und unterliegt wie dieser später der Sklerifizierung.

Die primären Gefäßbündel zeigen ein nicht sehr bedeutendes Dickenwachstum durch kambiale Tätigkeit. Die Gefäße sind meist streng radial geordnet und zwischen ihnen parenchymatische Zellen, meist auch gereiht eingeschoben. Die Gefäße sind verholzt und spiralig verdickt. Spiralgefäße kommen nur hier, im sekundären Zuwachs gar nicht vor. Sie sind alle von etwa gleicher Weite, im Gegensatz wieder zum sekundären Zuwachs. — Das Leptom ist zartwandig, wenig differenziert, Siebröhren keine nachweisbar. Die Zellen sind durch ihre Form und Lage dem Pericykel gegenüber schon im jungen Zustand zu unterscheiden, später sklerifiziert sich ja das Gewebe rings um das Leptom herum. Bastfasern treten nicht auf, man spricht deshalb am besten von Leptom, nicht von Phloem (mit Haberlandt). Mechanisches Gewebe in vom Kambium nach außen abgeschiedenen Partien kommt nirgends vor. Aller bisher genannte Bast ist Rinden- oder Blattbast (Bastfasern!).

Zur Charakterisierung der primären Gewebe des Stengels gehören noch ein paar Worte zu der schon angedeuteten Differenzierung des Pericykels. Die inneren Zellschichten desselben (er umfaßt 4–5) werden zu Sklerenchymfasern wie das Interfaszikulargewebe, die zweitäußerste Schicht ist der Bildungsort des ersten extrafaszikulären Kambiums, des Ursprungsortes alles sekundären anormalen Dickenwachstums, und die äußerste Schicht, nicht immer gut von der Rinde zu trennen, wird zum primären Phellogen des primären Korks. Die genannte Sklerifizierung beginnt an verschiedenen Stellen zugleich, und zwar gleich, nachdem in den äußeren Schichten des Pericykels die Teilungen, die zur Bildung des extrafaszikulären Kambiums führen, sich vollzogen haben. Dieses Kambium stellt einen kontinuierlichen Ring dar, das einzige kontinuierliche Kambium, das um den ganzen Stengelumfang sich erstreckt. Ob an Stellen, wie sie in Figur 7 vorkommen, wo das Parenchym der ersten Zuwachszone mit dem Leptom des primären Bündels in Verbindung tritt durch eine schmale (meist eine Zellschicht breite) parenchymatische Verbindung, das Kambium ursprünglich vorhanden war oder nicht, läßt sich mit Sicherheit nicht entscheiden, das erstere ist mir wahrscheinlicher. Es handelt sich also um einzelne nicht sklerifizierte Pericykelzellen, deren anstoßendes extrafaszikuläres Kambium auch kein Holz produziert hat. Die Stellen sind vereinzelt und nicht regelmäßig auftretend. Etwas später erst, nachdem das neue Kambium schon seine Tätigkeit beginnt, bildet sich und tritt in Funktion das Phellogen, das primären Kork liefert. (Darüber s. u.)

Das Mark endlich hat die Struktur des Wassergewebes und ist sehr reich an Oxalat. Selten wurden gelegentlich im Mark auftretende isodiametrische Steinzellen beobachtet.

Verlauf der Gefäßbündel im jungen Stengel. An den Stellen, wo sich die Blattpaare mit dem Stengel verschmelzen, treten verschiedene Bündelstränge aus dem Blatt und

der primären Rinde zusammen und gehen in den Zentralzylinder über. Figur 2 stellt durch einen etwas schräg geführten Querschnitt diese Verhältnisse dar. Vom Assimilationsgewebe der primären Rinde, den unteren Enden der zwei vom Blatt sich herabziehenden Assimilationsgewebestreifen kommen je ein Bündelstrang (G_1), die zum Unterschied von den anderen nicht von Blattbastzügen begleitet sind. Sie vereinigen sich mit den von den Flanken der breiten Blattbasis herkommenden Bündelsträngen (G_2), die das

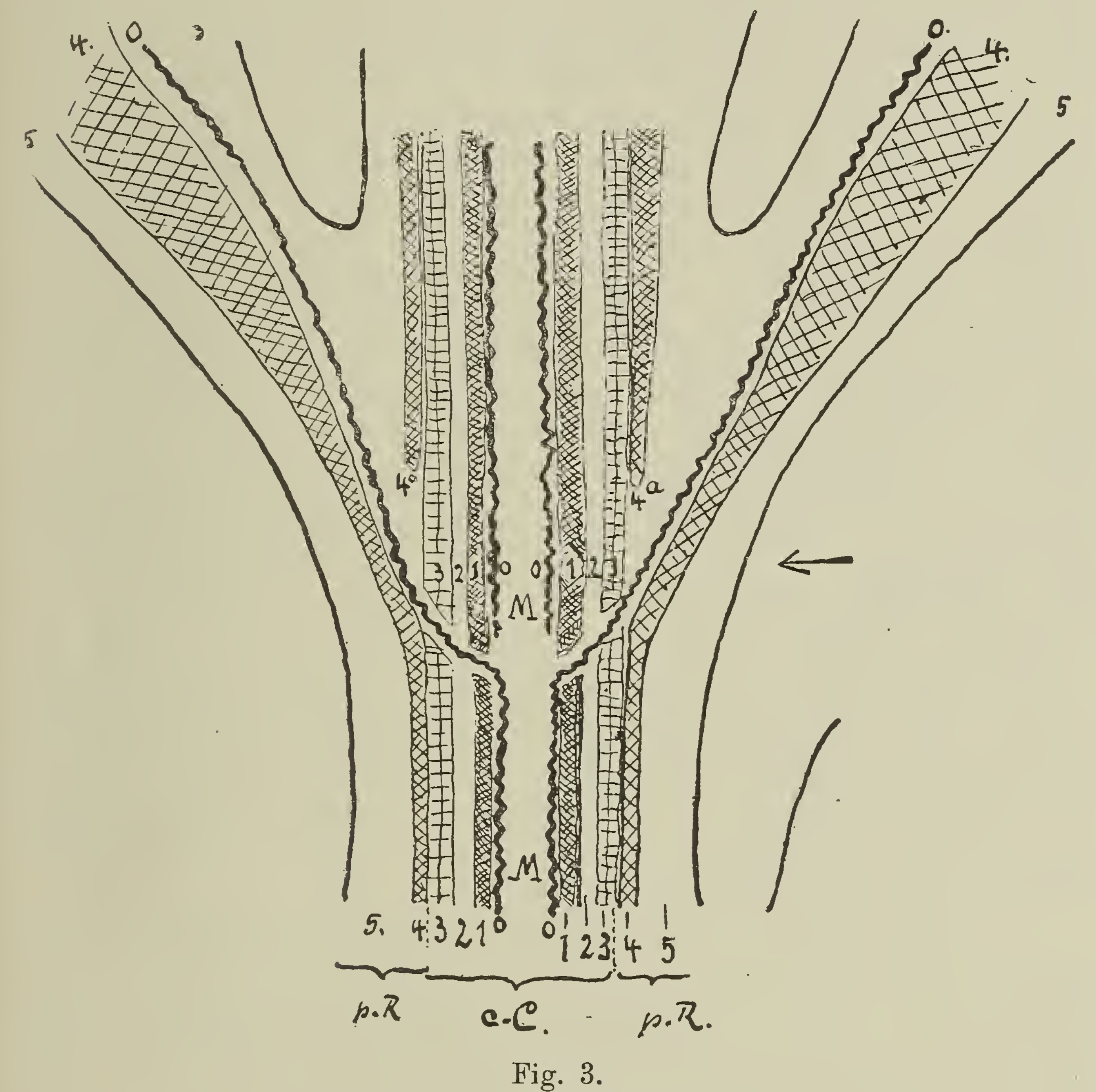


Fig. 3.
Längsschnitt durch den Stengel, schemat.

Stelle des Eintritts der Blattbündel in den Zentralzylinder (*c-C*). *M* Mark; *O* prim. Gefäßbündel; *1* sklerifiz. Pericykel und Libriform; *2* Kambium und sek. Parenchym; *3* Kork (prim.); *4* Bastfasern des Blattes; *4a* Auslaufen derselben; *5* prim. Rinde = äußeres Wassergew. u. Epidermis. *1, 2* u. *3* sind hervorgegangen aus dem Pericykel resp. dem aus diesem entstandenen extrafaszikulären Kambium (*E.C.* vergl. Taf. XIII, Fig. 2). Der Pfeil gibt ungefähr die Schnittstelle von Figur 2.

in der unteren Partie des Blattes ja auch schon getrennte Assimilationsgewebe innerviert haben und von den zwei seitlichen Baststrängen *(B)* des Blattes begleitet sind. Diese vereinigten Bündel verbinden sich unmittelbar darauf mit dem vom Zentralbaststrang begleiteten Bündel (G_3), welches den oberen

rundlichen Teil des Blattes innerviert hat, und treten nunmehr in den Stengel ein; das Blatt selbst verwächst mit diesem. Sie sind also in ein Bündel vereinigt und begleitet von Bastfasern; diese stellen einen gegen das Blatt zu wie geschildert sich verzweigenden Strang dar. Es handelt sich also um Bastfasern des Blatt- und Rindengewebes, und es zeigt sich das jetzt auch beim Eintritt der Bündel in den Zentralzylinder: der Bast bleibt Rindenbestandteil, setzt sich noch etwas weiter nach unten im Internodium fort, während die Gefäßbündel ihn jetzt verlassen haben (Fig. 3), und durch den Kork und die Gewebe des beginnenden sekundären Zuwachses, resp. wenigstens den Pericykel des ganz jungen Internodiums hindurch, in den Zentralstrang eintreten und sich dem übrigen Bündelsystem anschließen, das folgendermaßen gebaut ist (Fig. 4): Im Stengel verläuft das eintretende Bündel ein Internodium weiter für sich, wird im nächsten Knoten von den durch die Teilung des Bündels, das aus dem nächstoberen Blattpaar eingetreten war, entstandenen Bündelteilen verstärkt und durchläuft, verstärkt, das nächste Internodium, um sich an dessen Grund zu teilen und in die Bündel des nächstuntersten Blattpaares (von dem als Ausgangspunkt genommenen Blattpaar aus) einzumünden. Auf dem einfachsten Stengelquerschnitt treffen wir sonach vier Bündel, von denen ein paar stärkere aus dem zweitoberen, ein paar schwächere aus dem nächstoberen Blattpaar stammen (von der Schnittfläche aus gerechnet). In der Lage alternieren die stärkeren Bündel in den aufeinander folgenden Internodien. Die Querschnitte der Figur 4 orientieren darüber.

Die scharfe Trennung der Bündel, wie sie das Schema ausdrückt, findet sich aber keineswegs immer so präcis in der Pflanze wieder. Die Verzweigungs- und Gabelungsstellen der beiden sich entsprechenden Bündel eines Blattpaares liegen oft recht ungleich hoch, und die Lösung der Abzweigungen ist eine unregelmäßige in Bezug auf den Winkel des Abgangs, so daß die Querschnittsbilder meist unregelmäßig ausfallen.

3. Korkbildung des jungen Stengels. Korkbildung tritt bei den Chenopodiaceen entweder in oberflächlichen Schichten der Rinde, dicht unter der Epidermis auf, oder aber in tieferen Lagen des Stengels. Leisering (1899a) untersuchte eine Reihe von Fällen speziell der letzteren Art und fand dabei, daß der Kork, der innerhalb der primären Bastfasern (also bereits im Gebiet des Zentralzylinders) entsteht, zweierlei Ursprung haben kann: entweder aus der ersten Zellschicht, die vom extrafaszikulären Kambium nach außen (zentripetal) abgeschieden wird, d. i. sekundäres Rindenparenchym, oder aus einer bestimmten Schicht des Pericykels, die schon vor dem Auftreten des extrafaszikulären Kambiums vorhanden war, d. i. primäres Gewebe. Es ist dann gewöhnlich die äußerste Schicht des Pericykels, die dem Kork den Ursprung gibt, die somit m. E. zum Zentralzylinder gehört. Diese beiden Fälle sind scharf zu scheiden. Im ersten Fall ist der Kork erst aus dem sekundären Gewebe des Zuwachses hervorgegangen, im letzteren Fall aus primärem Gewebe. Leisering beschreibt Chenopodiaceen-

vertreter für beide Arten der Korkbildung, doch hat er bei einer Spezies stets nur eine Art Korkbildung konstatiert. Bei *Anabasis aretioïdes* habe ich konstatiert, daß zuerst mehrere Schichten primären Korks, später aber dann (die Hauptmasse) sekundärer Kork gebildet werden. Der primäre Kork geht hervor aus einem nur kurze Zeit tätigen Phellogen, das aus der äußersten Schicht des Pericykels entspringt, der ersten nach innen folgenden Schicht, die

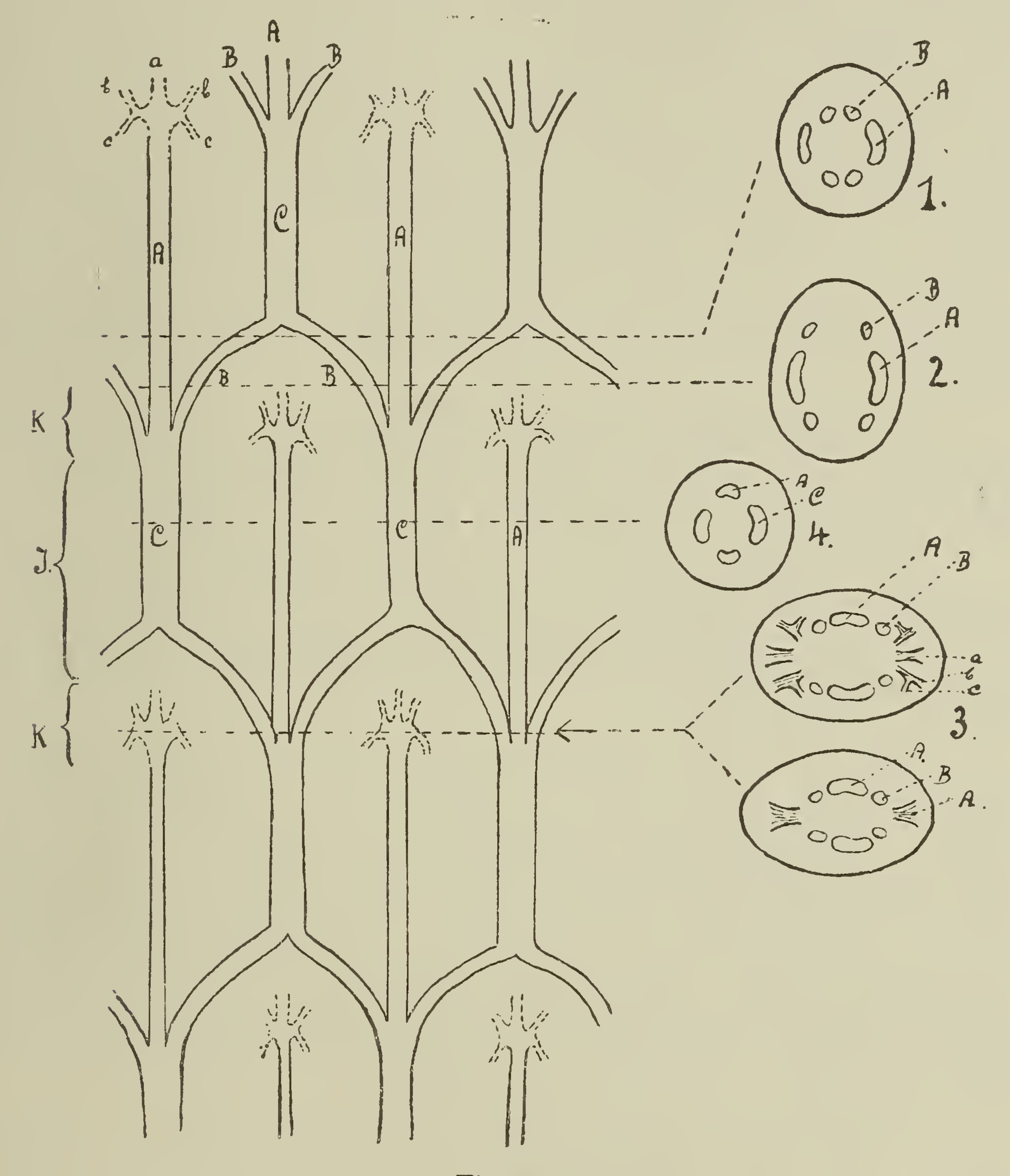


Fig. 4.
Bündelverlauf im jungen Sproß; schemat.

K Knoten. *J* Internodium. *a b c* = G_1 G_2 G_3 der übrigen Figuren. *A B C* entsprech. Teile auf den versch. Schnitten rechts. *1—4* Querschnitte. *3* sind zwei ganz nah übereinander geführte Schnitte.

auf die zur Rinde zu rechnenden Bastfasern des Blattes resp. der primären Rinde des Stengels folgt. An Stellen, wo kein Bast ausgebildet ist, ist es freilich oft stellenweise schwierig, diese Schicht scharf von der Rinde zu unterscheiden, da der Pericykel eben

nicht scharf begrenzt ist, auf jeden Fall aber, auch wenn man die betreffende Schicht noch der Rinde zuweisen wollte, wäre primäres Gewebe der Ursprungsort. Dieser Kork ist gegenüber dem später gebildeten meist relativ großzellig. Er stimmt in Quer- und Längsschnitt mit seinen Wänden nicht überein mit dem sekundären Rindenparenchym (Fig. 12, Taf. XIII). Nachdem dieses Phellogen einige Schichten dieses Korks gebildet hat, verkorkt es selbst, und in der äußersten Schicht des mittlerweile vom extrafaszikulären Kambium gebildeten sekundären Parenchyms bildet sich ein neues Phellogen, dessen Kork nun in Quer- und Längsschnitten mit den Reihen der Zellwände des sekundären Parenchyms und des dieses erzeugenden Kambiums übereinstimmt. Das ist sekundärer Kork, der sich direkt an den primären anschließt, und der von diesem meist nicht gut zu unterscheiden ist, da dieser im Innern des Stengels sich entwickelnde Kork verbogene Zellwände aufweist, was die Reihen nicht gut verfolgen läßt. Ist die primäre Rinde einmal abgesprengt, so entwickelt sich der Kork meist besser gereiht, man kann dann leicht 20—30 Zellen in einer Radialreihung verfolgen.

Der primäre Kork ist relativ großzellig, besonders seine erstgebildete Schicht fällt in dieser Hinsicht auf. Die verkorkten Wände sind aber nicht besonders dick und gleichartig ausgebildet. (Über die Struktur des sekundären Korks s. u. S. 382.)

Das zeitliche Auftreten des Korks ist noch bemerkenswert. Dasselbe ist ein außerordentlich frühes. Schon 2—3 mm unter dem Vegetationspunkt beginnt die Korkbildung in dem ganz jungen Sproß, bald nachdem die Differenzierungsvorgänge im Pericykel begonnen haben (s. o.).

Durch das tiefe Entstehen des Korks[1]) werden das gesamte Rindengewebe und die Blätter vom Zentralzylinder des Stengels abgeschnitten und allmählich abgeworfen. Immerhin bleiben jene äußeren Gewebe auch nach dem Beginn der Korkbildung einige Zeit noch durch die den Kork durchbrechenden Gefäßbündel mit dem Zentralzylinder in Verbindung, bis der mächtiger werdende Kork diese zerreißt. Das geschieht aber erst in einem Zeitpunkt, wo die betreffenden Teile des Sprosses schon nicht mehr an der Spitze desselben sind und so wie so absterben können, da nur die äußerste Schicht des Polsters assimiliert.

4. Eigenartige Lagerung des Stützgewebes im jungen Sproß. Wie die voraufgehenden Ausführungen gezeigt haben, besitzt der junge Sproß, bevor sein sekundäres Dickenwachstum beginnt, kein mechanisches, kein Stützgewebe. Trotzdem ist

---

[1]) Herr Prof. Jaccard machte mich aufmerksam auf eine Arbeit von J. Beauverie (Compt. rend. Paris. T. 132. 1901), wo experimentell ein tiefliegender pericyklischer Kork an *Phaseolus* durch Erhöhung des osmotischen Druckes der Nährlösung herbeigeführt wurde (1,5 % NaCl). Wenn man bedenkt, daß pericyklischer Kork und direkt subepidermaler bei relativ verwandten Pflanzen ein und derselben Familie abwechselnd auftritt, so könnte man vielleicht untersuchen, ob die Arten mit Kork ersterer Lage auch allgemein höhere osmotische Drucke aufweisen.

gerade auch die aus den jüngsten Trieben gebildete Oberfläche des Polsters sehr fest, stark und solid gebaut (vergl. morphologischen Teil.). Dies hängt mit der eigenartigen Verlegung des mechanischen Systems des jungen Sprosses in die Blätter und seinem Zusammenhang mit der Epidermis, sowie der gegenseitigen Stellung der Blätter zusammen, die noch kurz geschildert seien.

Die Erscheinung der Verlegung des mechanischen Gewebes des Sprosses in die Blätter und die Erreichung einer erheblichen Festigkeit dieser Sprosse durch die dichtgedrängte, imbrikate Anordnung der mechanisch gut gestärkten Blätter ist auch schon bei anderen Polsterpflanzen konstatiert worden und bietet somit ein Beispiel einer auch anatomischen Konvergenz mancher (wie vieler läßt sich noch nicht sagen) Polsterpflanzen. So macht Diels (1887. p. 269) auf diese Erscheinung bei neuseeländischen Polsterpflanzen aufmerksam, speziell bei *Raoulia grandiflora.* Aus den Untersuchungen von Ternetz und Schenk über die Anatomie der antarktischen *Azorella Selago* Hook. geht ferner auch für diese Pflanze ein ähnliches Verhalten hervor; bei dieser Pflanze entwickelt sich übrigens auch im sekundären Zuwachs kein mechanisches Gewebe, so daß der erwähnte Umstand von besonderer Bedeutung ist.

Für *Anabasis* gestaltet sich die Anordnung der Festigungsgewebe so, daß den vier Blattzeilen am Sproß vier Festigkeitslinien entsprechen, indem sich die festen Blätter dichtgestellt aufeinander legen. Dabei wirken die starken Epidermiskuppen, aus mehrschichtiger Epidermis gebildet und sich starr an den Baststrang des Blattes anschließend, in hervorragender Weise mit, wie dies Fig. 6, Taf. XII zeigt, wo die als Festigungsgewebe wirkenden Epidermen und Baststränge schraffiert sind. Die Festigkeit wird auf diese Weise nicht durch ein kontinuierliches mechanisches Gewebe erreicht, sondern durch Kombination von einzelnen Komponenten (der Epidermen, welche ihrerseits unbeweglich sind, weil sie an den Baststrängen starr befestigt sind). Dieser Modus der Festigung erweist sich als ein durchaus zweckmäßiger.

Wie dann die so zustande kommenden, festen Blattsäulchen der Sprosse ineinandergreifend die Festigkeit des Polsters erhöhen, ist schon geschildert.

Zusammenfassung der Ökologismen in der anatomischen Struktur des Blattes und des Sprosses.

Der anatomische Bau des Blattes läßt verschiedene Strukturen erkennen, die als xerophytische Anpassungen aufgefaßt werden können:

1. Lokal verstärkte Ausbildung der Kutikula.
2. Mehrschichtige Ausbildung der Epidermis, in der Familie der Chenopodiaceen sehr selten.

3. Einsenkung der Spaltöffnungen in tiefe auskutikularisierte Gruben mit verengtem Ausgang.
4. Ausbildung der langen schmalen Palisadenzellen und gänzlicher Mangel eines Schwammparenchymassimilationsgewebes.
5. Die Ausbildung eines peripheren und zentralen Wassergewebes, welches das Blatt zum Sukkulentenblatt macht.[1])

Der Bau des Blattes ist ferner zweckmäßig:

A. dem Windsandgebläse gegenüber:
   a. Durch Entwicklung der starken, harten Epidermis.
   b. Durch seine Unbeweglichkeit, die mit seiner engen Verbindung mit dem Stengel zusammenhängt.

B. Zur Erreichung der dem Polsterwuchs eigenen Festigkeit und Kompaktheit (deren ökologische Bedeutung im morphologischen Teil berührt ist): durch die Ausbildung und Kombination der mechanisch wirksamen Gewebe.

C. Gegenüber Tieren:
   a. Durch massenhafte Kalkoxalatdrusen.
   b. Durch Stacheln.

Eine besondere Bedeutung als Lichtschutz oder Wärmeschutz hat vielleicht der dem Assimilationsgewebe vorgelagerte periphere Wasserspeicher.

Ohne besondere ökologische Bedeutung scheint die den Salsolaceen überhaupt eigentümliche Anlegung der Gefäßbündelenden an das Assimilationsgewebe zu sein. Stachelbildung und starke Entwicklung von Holz- (mechanischen) Bestandteilen ist, ohne stets als Anpassung erkennbar zu sein, ein allgemeines Charakteristikum der Xerophyten.

Der Stengel enthält, wie die Stempel vieler xerophytischer Pflanzen, Assimilationsgewebe. Insoweit wiederholen sich die Anpassungen des Blattes. Als eine xerophytische Anpassung kann man es betrachten, daß der Kork so frühzeitig auftritt. Er schützt die äußeren Partien des Zentralzylinders, speziell den Pericykel, aus dem das sekundäre Dickenwachstum seinen Ursprung nimmt, wenn die primäre Rinde vertrocknet und abgestoßen ist.

Als besondere physiologische Anpassung mag erwähnt sein der etwas salzig schmeckende Zellsaft des Wassergewebes, der wohl imstande ist, das Wasser ziemlich festzuhalten. Besondere Schleimbildung wurde dagegen nicht beobachtet. Über sonstige physiologische Eigentümlichkeiten des Blattes resp. des Sprosses, die aber nicht ohne weiteres als Anpassungen aufgefaßt werden können, vergl. Kap. V.

---

[1]) Die Vereinigung der beiden Konvergenzmerkmale Sukkulentismus und Polsterwuchs scheint auch sonst nicht ganz ausgeschlossen: Vergl. Marloth, p. 213 und Taf. IX, Fig. 102 und 114 bez. Euphorbien, die als Stammsukkulenten mit den zahlreichen Ästen kleine Polster bilden; ferner Goebel, betr. *Opuntia Ovallei* Gay, einer Kaktacee. Also Euphorbien und Kaktaceen, die im Sukkulentismus zusammenneigen, tun es zugleich im Polsterwuchs. Freilich handelt es sich wohl nur um Luftpolster (vergl. Anhang S. 389).

III. Das sekundäre Dickenwachstum.

Anatomie des Holzes.

I. Topographische Beschreibung der Gewebe. Querschnitte durch den Stamm oder die Äste zeigen eine Reihe von mehr oder weniger konzentrischen Zuwachszonen von abwechselnd verholzten und unverholzten parenchymatischen Geweben, eine Struktur, wie sie vielen Pflanzen mit anormalem Dickenwachstum zukommt und schon in vielen Variationen bekannt ist. Immerhin ist mir kein der *Anabasis* sehr ähnlicher Fall bekannt geworden, was eine etwas genauere Beschreibung rechtfertigen mag.

Die für eine Beschreibung wichtigen, zu unterscheidenden Gewebe sind das mechanische stark verholzte Sklerenchym (Libriform),

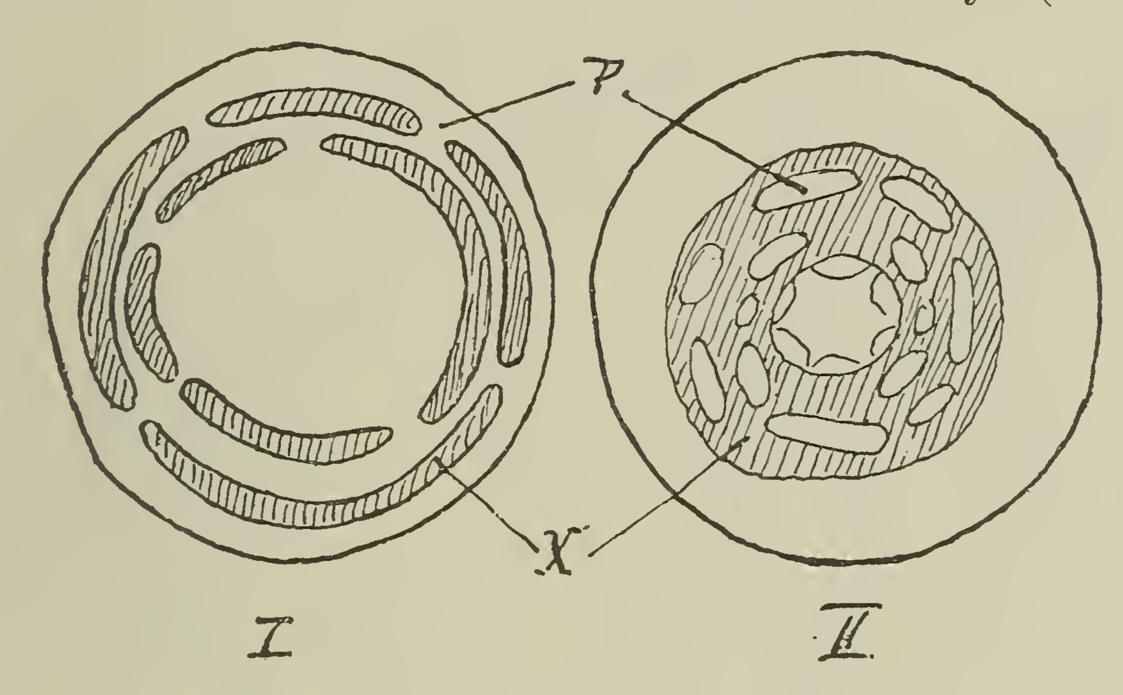


Fig. 5.
Verhältnis der unverholzten zu den verholzten Geweben; schematisiert.
P parenchymat. und unverholztes Gewebe. *X* verholztes Gewebe (Librif. und Gefäße).
Im übrigen vergleiche den Text.

die Gefäßteile, die dem Libriform eingelagert oder aufgesetzt sind, das zwischen den einzelnen Libriform-Gefäßzonen (Xylemteil) auftretende Parenchym (Leptomteil), in dem gewöhnlich ein Teil obliteriert ist[1]) und sich von dem übrigen Gewebe unterscheidet durch stärkere Absorption von Farbstoffen: der leitende Teil des Leptoms. Eine vorläufige Übersicht über deren Beschaffenheit gibt Fig. 3, Taf. XII, und Fig. 6 des Textes.

Was nun das Verhältnis der Xylem- und Leptomteile zueinander betrifft, so kann man auf dem Querschnitt folgende Fälle unterscheiden:

1. Die Xylemzonen sind als längere oder kürzere Teile von konzentrischen Kreisbändern in das Parenchym eingelegt, so daß dieses ebensolche Bänder bildet, die aber durch

---

[1]) So in den älteren Zuwachszonen, in den jüngeren zeichnet sich dieser Teil auf dem Querschnitt nur durch Kleinzelligkeit aus.

schmalere und breitere Verbindungsstreifen zwischen den Xylemteilen durch verbunden sind. Die Xylemzonen berühren sich nicht. Bandstruktur. (Fig. 5, I.)

2. Die Xylemteile der einzelnen Zuwachszonen stehen miteinander in Verbindung, sie sind als kontinuierlich zusammenhängendes Maschenwerk mit engeren oder weiteren Maschen ausgebildet, in dessen Maschen die in radialer Richtung

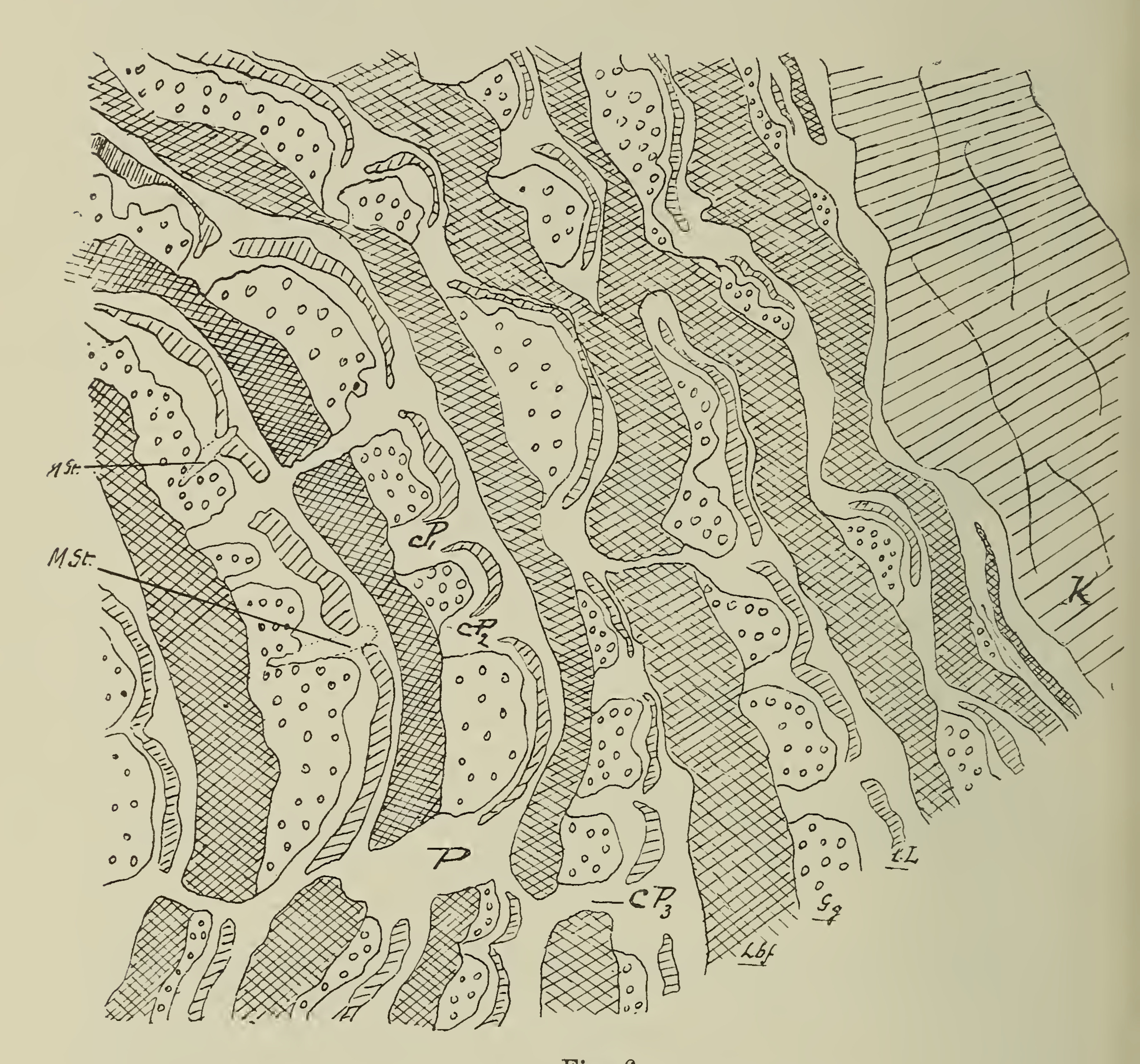


Fig. 6.

Äußere Partie eines Stammes (Holzquerschnitt).

Doppeltschraffiert: Libriform; mit Tüpfeln bezeichnet: Gefäßteile; einfach schraffiert: leitendes Leptom; *K* Kork; *MSt* „Markstrahlen"; cP_1 —cP_3 Stellen mit konjugiertem Parenchym; *P* Parenchymverbindungen breiter Art zwischen zwei Zonen. Weiß: Parenchym. Vergr. 45 mal.

nicht miteinander verbundenen Parenchymzuwachse liegen. Maschenstruktur. (Fig. 5, II.)

3. Zwischenstufen zwischen 1 und 2. Die einzelnen Xylemzonen berühren sich teilweise nicht. Auf ein und demselben Querschnitt durch einen Stamm oder mächtigeren Ast der Pflanze sind nun in der Regel alle drei Fälle zu konstatieren und zwar in

der Weise, daß in den jüngsten, äußeren Partien der erste und eventuell der dritte, in den inneren ältesten Partien ums Mark herum stets der zweite Modus realisiert ist.

Diese Verhältnisse zeigen die Figuren 7 und 6. Erstere stellt den Querschnitt durch einen jungen Ast dar. Die Parenchymzonen sind eingebettet ins Xylem. Letztere stellt eine Randpartie eines dicken Stammes dar; die konzentrisch angeordneten Xylemzonen

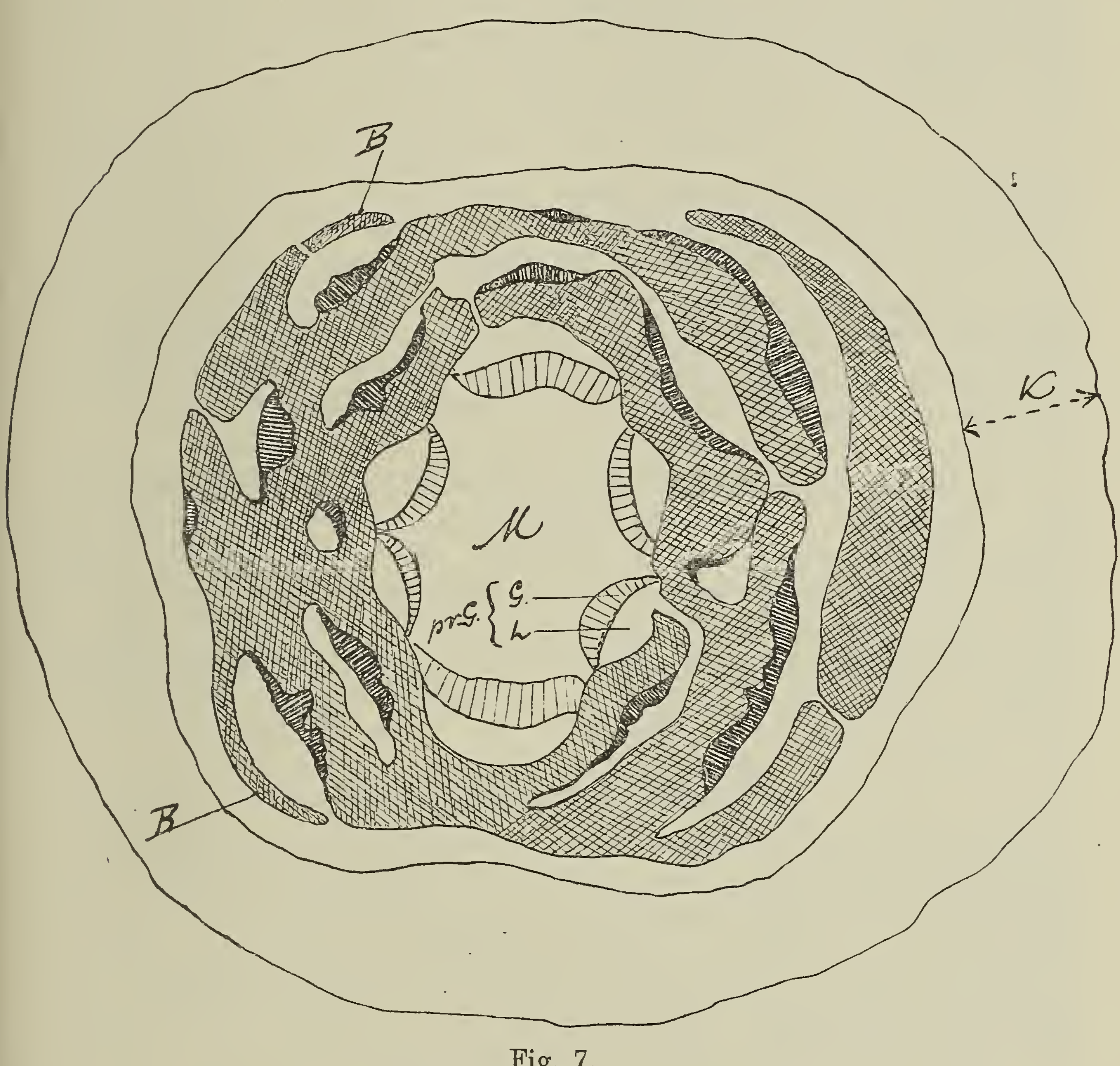


Fig. 7.

Querschnitt durch einen jungen Ast.

Doppeltschraffiert: Libriform; einfach schraffiert: Gefäßteile; unschraffiert: Kambien und Leptomteile (meist Parenchym). *pr. Gb.* prim. Gefäßbündel (*G* Gefäße, *L* Leptom); *B* Libriformbogen von Kambiumbogen gebildet. Vergr. 75 mal.

berühren sich nicht (mit Ausnahme einer Stelle, die für den unter 3 charakterisierten Fall ein Beispiel liefert). Der dritte Fall ist aber ganz besonders im Hypokotyl gut ausgebildet (s. u.)

Was das Verhältnis der Gefäßgruppen zu den Libriformkomplexen anbetrifft, so müssen auch hier verschiedene Ausbildungen unterschieden werden: 1. Die Gefäße sitzen in Gruppen

dem Libriform auf (Fig. 6). 2. Die Gefäße sind in langgestreckten Bändern dem Libriform halb auf-, halb eingelagert. 3. Die Gefäße sind in kleinen Gruppen in das Libriform tief eingesenkt (Fig. 12; Wurzel). Der letztere Fall ist typisch für die junge Wurzel, kommt aber auch da und dort im Stamm vor, der erste und zweite Fall sind das gewöhnliche für Stamm und Äste und zwar in ziemlich regelloser Variation, beide sich oft an ein und demselben Zuwachsstreifen zeigend.

Ebenso variabel ist nun die Mächtigkeit der einzelnen Gewebe; das Libriform dominiert zwar vielfach, aber auch die Gefäßgruppen können wie das Parenchym ziemlich stark entwickelt sein. Reduziert wird besonders stark oft das letztere. Eine Periodizität oder Gesetzmäßigkeit gibt sich in diesen Variationen aber nirgends zu erkennen, sie sind ganz lokal auftretend, oft nahe beieinander an derselben Zone und müssen durch lokale innere Bedingungen beim Wachstum veranlaßt sein.

Der äußere Abschluß ist stets durch Kork gebildet, der bei jungen Organen relativ mächtig, bei alten dagegen, da seine Mächtigkeit absolut nicht viel zunimmt, relativ schwach entwickelt ist. Unter dem Kork folgt stets Parenchym, außen von einem Phellogen, innen von einem Kambium, das die letzte Xylemzone bildete, begrenzt.

Das Hauptcharakteristikum des Holzes ist sein anormaler Bau: sukzessive abwechselnde Holz- und Bastzonen (Xylem- und Leptomteile) von begrenztem Wachstum, statt eines Holz- und eines Bastteiles, die ständig zuwachsen. Immerhin wird auch bei diesem Holz eine innere Partie zum „Kernholz", sie erfüllt sich mit braunen, in Terpentin, Benzol, Alkohol und Xylol nicht löslichen Stoffen, die das Holz verhärten. Es wird sehr hart und zähe, sowie braunschwarz in der Farbe. Bei einem Stamm mit 37 Zuwachszonen waren 20 Kernholz (Xylem und Leptom derselben wird braun, doch läßt sich an der etwas helleren Farbe der Leptomteile die Zählung der Zuwüchse noch durchführen), an einem anderen Exemplar von 26 Zonen deren 14 (vergl. übrigens die Tabelle S. 387). Das Kernholz nimmt sukzessive mit dem Wachstum zu; wo das Wachstum an gewissen Stellen zurückbleibt und sich auf vorspringende Rippen beschränkt, da kann die Kernholzbildung bis an die Borke vordringen (vergl. auch die Fig. 7 und 8, Taf. XII).

Hier mag nun auch noch die Exzentrizität der Äste und des Stammes und zugleich auch der Wurzeln zur Besprechung kommen. Sekundäre Zuwachszonen, die konzentrisch den ganzen Querschnitt umfassen, finden wir nur bei jungen Organen, später werden sie durch verschieden starken Zuwachs an verschiedenen Stellen in mannigfacher Weise exzentrisch, indem sich längere oder kürzere, vorspringende Rippen bilden, wie schon bei der Morphologie angedeutet wurde.

Die Frage der Verursachung dieser Bildungen soll weiter unten gestreift werden, hier sollen nur einige Stamm- und Wurzelquerschnitte besprochen werden. Ein schönes Beispiel der Exzentrizität der Wurzel bietet Fig. 7, Taf. XII. Innere Spannungen

haben zu Zerreißungen geführt, doch ist das ursprüngliche Zentrum noch erhalten, die einzelnen Teile werden in der Folge immer selbständiger vortretende Rippen bilden. Fig. 8, I u. II, Taf. XII sind Querschnitte aus einem sehr alten Stamm eines großen Polsters, das ziemlich zerrissen war. In Figur I ist das Zentrum noch erhalten; es liegt im Kernholz, das auf einer Seite bloßliegt, auf einer Seite bis zum Kork reicht, im übrigen an Weichholz anstößt. Wenige Zentimeter tiefer war der Stamm so stark zerstört, daß der Querschnitt II zustande kommt. Die (lebenden) Weichholzstränge haben sich gelöst und fast ringsum mit Kork umgeben, das Kernholz ist fast ganz zerstört. Für das Leben der Pflanze ist das nicht verhängnisvoll, da nur im Weichholz Leitung stattfindet. Natürlich ist die Festigkeit des ohnedies angegriffenen Polsters nicht mehr so groß.

Die aufeinanderfolgenden Querschnitte durch die Organe wechseln stark. Die exzentrischen Rippen verlaufen oft nicht weit, werden flach und bilden sich an andern Stellen wieder. Der Verlauf der Bündel ist daher kein gerader, sondern ein vielfach gebogener.

Nicht selten sind die Fälle, wo bei Ästen, Stämmen und Wurzeln das Zentrum (Mark resp. zentrale Gefäßplatte) ganz an der Peripherie liegt und an jener Seite nur ein bis zwei Zuwachszonen gebildet wurden, an der gegenüberliegenden zwanzig und mehr.

II. Nach dieser topographischen Beschreibung der Hauptgewebe mag eine eingehendere Untersuchung der einzelnen Gewebe folgen. Es mögen zunächst die verholzten: das Libriform und die Gefäß- resp. Tracheidenpartien besprochen werden, nachher die unverholzten: das Parenchym in seinen verschiedenen Differenzierungen und die wenigen Vorkommnisse von prosenchymatischem unverholztem Gewebe.

A. Die verholzten Gewebe.

1. Das mechanische Gewebe kann, wie die Genesis (s. u.) zeigt, einfach als Libriform bezeichnet werden: es ist vom Kambium nach innen, zum Holzteil, abgeschiedenes Gewebe mit wesentlich mechanischer Bedeutung. Es besteht aus ziemlich stark bis sehr stark verdickten Fasern. Die reihige Anordnung derselben ist gewöhnlich nicht erhalten, die vom Kambium abgegebenen Zellen wachsen nämlich bedeutend in die Länge, indem sie sich stark prosenchymatisch zuspitzen und zwischeneinander durchdrängen, wobei die Reihung verloren geht; seltener beobachtet man ein spiraliges Sichumschlingen mehrerer Fasern. Ihre Länge ist die zwei- bis dreifache der Länge der Parenchymzellen oder der Tracheiden resp. Gefäßteilzellen. Die Fasern bedingen, sich drängend, gegenseitig ihre Gestalt; es entstehen dabei verschiedene Formen, wie die Fig. 7, Taf. XII abgebildeten. Die normale Faser, wie sie meist vorkommt, ist von einfachem Bau, beidseitig prosenchymatisch zugespitzt, von mehr oder weniger rundlichem Querschnitt, mit einfachen, in der Ansicht schief nach links unten neigenden Tüpfeln. Mehr Interesse verdienen die Übergänge zu

parenchymatischen Formen und diese selbst, die man eigentlich nicht mehr Fasern nennen dürfte. Fig. 7, Taf. XIII, stellt solche dar. Doch nehmen sie niemals eine so stark modifizierte Gestalt an, wie die von Gheorghieff (XXX. p. 360) beschriebenen Vorkommnisse von *Eurotia,* finden sich auch keineswegs regelmäßig an den Stellen, wo Libriform mit Parenchym zusammentrifft, und zeigen nicht die für Gheorghieffs Gewebe charakteristische Bildung der Interzellularen, die vielmehr bei einem rein parenchymatischen und unverdickten Gewebe der *Anabasis* vorkommt (vergl. unten: Konjugiertes Parenchym); dagegen zeigen sie gelegentlich unregelmäßige Verdickung der Wände. Ob sie sich, wenn sie vorkommen, ausschließlich an Stellen, die ans Parenchym anstoßen, finden, also der Genesis nach erstgebildete der Libriformelemente eines neuen Kambiums sind, läßt sich nicht entscheiden, da genügend dünne Schnitte, um das Libriform auf Einzelzellen hin zu untersuchen, anzufertigen nicht möglich ist. Das Auftreten dieser durch ihren Bau, ihre Lage und ihre Genesis unzweifelhaft zum Hadromteil der Zuwachszonen gehörenden Zellen hängt jedenfalls zum Teil mit den Raumverhältnissen, die die auswachsende Faser vorfindet, zusammen. Eine besondere Funktion dieser Zellen läßt sich nicht nachweisen und ist unwahrscheinlich. Es sind m. E. lediglich mechanisch zu verstehende, nicht teleologisch zu deutende Vorkommnisse von Formvariationen. Dafür spricht besonders das Vorkommen der vielen Übergänge von Libriformfasern zu diesen Gebilden über die nur einseitig abgestumpften Fasern (z. B. Fig. 7, Taf. XIII, *a, b*).

Es sei nochmals bemerkt, daß Baststränge, überhaupt mechanische Elemente, die ihrer Genesis nach zentripetal aus einem Kambium entsprungen wären, weder im primären noch sekundären Zuwachs vorkommen.

2. Die Gefäße und Tracheiden. Bei deren Untersuchung fällt in erster Linie in die Augen deren Gleichartigkeit in allen Teilen der Pflanze, mit Ausnahme der primären Bündel, die Spezialgefäße aufweisen. Die Tracheiden und Gefäße alles sekundären Holzes zeigen treppenförmige Tüpfelung, die gelegentlich der ovalen Tüpfelung sich etwas nähert bei schmalen Elementen. Nirgends finden sich behöfte Tüpfel (übereinstimmend mit Solereder). Nicht immer ist es leicht, Tracheiden und Gefäße zu unterscheiden, da die engen Gefäße mit den ersteren sehr viel habituelle Ähnlichkeit haben. An den Gefäßen sind stets die Stellen der Querwände noch zu beobachten. Sie haben regelmäßig die Länge der Kambium- und Parenchymzellen, zeigen also kein Längenwachstum und alle dieselbe Höhe. Sie brechen sehr leicht an den betreffenden Stellen (Fig. 3, Taf. XIII), was die Brüchigkeit des Holzes erklärt, das seine Festigkeit nur den langen Fasern des Libriforms verdankt. Die Perforation der Gefäße ist stets einfach, meist sind die Querwände ganz gelöst, seltener bleibt ein ringförmiger Vorsprung erhalten.

In der Mischung von Tracheiden und Gefäßen ist ebensowenig wie in der Mischung von engen und weitlumigen

Gefäßen irgend welche Gesetzmäßigkeit zu beobachten, also auch keine Periodizität zu finden und verschiedenes Holz verschiedener Jahreszeiten zu unterscheiden.

Daß die Mächtigkeit der Gefäßgruppen stark variiert, ist schon ausgeführt, ebenso variiert die Weite der Gefäße, wovon die Fig. 2, Taf. XII, spricht. Maximale Gefäße sind 66 auf 48 μ und 49 auf 49 μ weit. Die sämtlichen Gefäße sind ziemlich stark verdickt.

Erwähnenswert sind noch gelegentlich an der Grenze zum Parenchym hin auftretende Tracheidenformen, die Fig. 10, Taf. XIII, dargestellt sind und durch ihre Kürze und Breite auffallen.

B. Die nicht verholzten Gewebe.

Diese zeigen größere Mannigfaltigkeit der Verteilung wie auch der Differenzierung und müssen etwas eingehender betrachtet werden zumteil ihrer besonderen Ausbildung, zumteil der Frage wegen, wie weit sie unter den Begriff der Markstrahlen fallen.

a. Wir betrachten zunächst die unverholzten Gewebe, die auf den Radiallängsschnitten durch eine Zuwachszone das Fig. 3, Taf. XIII, dargestellte Bild ergeben (auf dem Querschnitt durch Fig. 3, Taf. XII u. a. repräsentiert). Diesen Längsschnitt erhalten wir bei Radialschnitten sowohl durch eine in Libriform eingeschlossene, wie auch durch äußere Zuwachszonen, wenn wir bei letzteren nicht gerade Stellen treffen, wo verschiedene Zuwachszonen durch radiale Parenchymstreifen verbunden sind. Auf die Gefäße folgen sich in diesen Schnitten drei verschiedene unverholzte Gewebe, die als ganzes, als Leptom, dem schon beschriebenen Hadrom gegenübergestellt werden können:

1. Unmittelbar auf die Gefäße ein bald mehr parenchymatisches, bald mehr prosenchymatisches Gewebe, das die Stelle des früher hier tätigen Kambiums einnimmt, mit dessen Zellen gelegentlich auch noch etwas Ähnlichkeit hat in seinen prosenchymatischen Zellen, öfter aber auch dem unter 3 zu nennenden Rindenparenchym ähnlich ist.

2. Der leitende Teil des nicht verholzten Gewebes, schmalzellig ausgebildetes Parenchym, das die Siebröhren vertritt, und

3. ein einfaches parenchymatisches Gewebe: Rindenparenchym, das an das Libriform des nächsten Zuwachses anstößt, der in ihm seinen Ursprung genommen hat (s. u.).

Das unter 1. genannte Gewebe ist schwierig zu klassifizieren, da eine besondere Funktion für dasselbe nicht erkannt wurde. Es ist bald zartwandiger, bald etwas derbwandiger und dann getüpfelt mit einfachen rundlichen Tüpfeln. Inwieweit es etwa mit den für unsere einheimischen normalen Hölzer geschaffenen Namen Kambiform oder Leitparenchym in Beziehung gebracht werden kann, ist unsicher, da zuerst vergleichende Untersuchungen über verschiedene Chenopodiaceenvertreter mit ähnlichem Bau in anatomischer und physiologischer Hinsicht vorliegen müßten, was gar nicht der Fall ist.

Das unter 2. genannte Gewebe ist nie getüpfelt, zartwandig und es hat wohl den Hauptteil des Transports der gebildeten Eiweißstoffe zu übernehmen. Wenigstens ließen sich einzig in ihm die Eiweißreaktionen erhalten. Es dürfte die Funktion der dem Leptom der *Anabasis* wie manchen andern Chenopodiaceen fehlenden Siebröhren haben (vergl. Gheorghieff, XXXI. p. 215).

Die Zellen fügen sich auch auf dem Längsschnitt zu lückenlosen Strängen zusammen, sind kenntlich an ihrer Schmalheit, nie aber länger als die andern Parenchymzellen der Rinde (vergl. Fig. 3, Taf. XIII) und den meist etwas stärker verdickten, sich besser färbenden Enden. Auf dem Querschnitt sind sie in älteren Zuwachsen kenntlich dadurch, daß sie obliteriert sind und dunklere Gruppen im Leptom bilden; in jüngeren Zuwachszonen sind sie kenntlich dadurch, daß sie die Reihung der andern Leptomzellen unterbrechen, weil sie weitere Teilungen durch Bildung von Längswänden eingegangen sind, wodurch sie eben, da keine Querwände gebildet werden, schmäler werden als das übrige Parenchym. Sie bilden keine Interzellularen, wie meist auch das unter 1. genannte Gewebe nicht, im Gegensatz zu dem jetzt zu nennenden Rindenparenchym.

3. Dieses ist locker gebaut, mit oft ziemlich großen Interzellularen, wohl der Durchlüftung in der Längsrichtung besonders dienend. Seine Zellen sind stets gut gereiht, wie sie vom Kambium zentripetal abgegeben wurden; ziemlich solid gebaut im Gegensatz zu dem benachbarten, leitenden Leptom und oft getüpfelt durch einfache, rundliche Tüpfel. Für die Genesis des neuen Zuwachses und des Korks spielt dieses Gewebe eine bedeutende Rolle (s. u.).

b. Es bleiben nun noch verschiedene andere unverholzte Gewebe zu besprechen, deren Bedeutung und Funktion mehr oder weniger zweifelhaft ist und deren Ausbildung eben mit der besonderen Struktur dieses anormalen Dickenwachstums zusammenhängt, über dessen spezielleren histologischen Aufbau noch relativ wenig bekannt ist, wenigstens was die unter eigenartigen klimatischen Bedingungen lebenden ausländischen Vertreter anbetrifft. Wir können diese meist parenchymatischen Gewebe etwa so gliedern für die Besprechung:

1. Radial verlaufende Parenchymzüge.

a. Gruppen von Parenchym, die vom Leptom her mehr oder weniger tief zwischen die Gefäßpartien hineinreichen, ohne das Libriform zu durchsetzen. Sie können verschieden ausgebildet sein: entweder reichen sie an Stellen der Zuwachszonen, wo Gefäße fehlen, von Libriform zu Libriform als gewöhnliches oder mehr oder weniger modifiziertes Rindenparenchym (so z. B. Fig. 13, Taf. XIII, das konjugierte Parenchym s. u.), oder sie setzen sich als interzellularenreiches Parenchym nur vom leitenden Leptomteil an mehr oder weniger tief in die Gefäßgruppen hinein fort und haben dann den Charakter kurzer „Markstrahlen" (Fig. 6, *M.St.*) von verschiedener Breite.

b. Gruppen von Parenchym, die die Libriformteile der Zuwachszonen durchsetzen: entweder als schmale ein- bis zweischichtige Parenchymschichten, die die Leptomteile zweier Zonen verbinden (Fig. 3, Taf. XII), oder als breitere Parenchymbänder drei- und mehrschichtig an Stellen, wo Unregelmäßigkeiten in der Zuwachszonenbildung eingetreten sind: meist ein großzelliges Parenchym mit mehr oder weniger modifizierten Zellen (Fig. 9, *b.P.*, Taf. XII).

2. Seltener sind auch kleinere Gruppen von Parenchym, die sich tangential ausdehnen, zwischen den Gefäßen oder öfter auch zwischen Libriform- und Gefäßteil (Fig. 9, *t. P.*, Taf. XII).

3. müssen erwähnt werden: parenchymatische Zellen, vereinzelt oder in ganz kleinen Gruppen zwischen den Gefäßen und Tracheiden auftretend, oft mehr von prosenchymatischer Gestalt (Fig. 8. 9, Taf. XIII).

Diese Gliederung ist keine natürliche, es soll in der nun folgenden spezielleren Beschreibung, soweit dies überhaupt möglich ist, eine natürlichere Gruppierung nicht nach topographischen, sondern nach morphologisch-physiologischen Gesichtspunkten folgen.

a. Das konjugierte Parenchym. Dasselbe ist eine schon gelegentlich erwähnte eigentümliche Bildung im Parenchym der *Anabasis*, auf die näher eingetreten sein soll, da schon in einigen anderen Pflanzen diese seltenen Bildungen oder Analoga dazu beobachtet wurden und weiterhin wohl gefunden werden, wobei es vielleicht allmählich gelingen wird, sie zu verstehen. Die Figuren 11 und 13, Taf. XIII, illustrieren das in Frage stehende Gewebe.

Zunächst sei hingewiesen auf Sanios „konjugiertes Holzparenchym“, dem der Ausdruck „konjugiert“ entnommen ist (Sanio, 1863. p. 94—96; Figuren 1, 8, 18 usw. der zugehörigen Tafel). Es handelt sich dort um Holzparenchym, dessen Zellen eigentümliche, mehr oder weniger lange, röhrchenartige, in einen Tüpfel endigende Auswüchse zeigen, die zum Teil blind endigen, zum Teil mit den diesbezüglichen Bildungen anderer Zellen zwischen den sich dazwischendrängenden Gefäßen hindurch kommunizieren. So bei *Avicennia* spez., *Tectona grandis* u. a. exotischen Hölzern (nicht Chenopodiaceen!) beobachtet. Sanio teilt für seine Bildungen eine Entstehungshypothese mit, die aber für das in gewissen Punkten ähnliche Gewebe unserer Pflanze nicht in Betracht kommen kann.

Gheorghieff (Bd. XXX. p. 360) beschreibt eine der unsern ähnliche Bildung, die er aber an verdickten und nach ihrer Funktion und Genesis nach meiner Beurteilung seiner Beschreibung zum mechanischen („Libriform-“) Gewebe gehörenden Zellkomplexen beobachtet hat, ohne leider eingehendere Abbildungen zu geben. Die betreffende Stelle mag kurz zitiert sein: „Bei der Gattung *Eurotia* schließt sich statt direkt Libriform „eine eigentümliche derbwandige Gewebeform“ als Übergang zum Libriform an das Parenchym an, anfangs kurze, fast rundliche Zellformen aufweisend, die allmählich zu den typischen Libriformfasern überführen. Von dem gewöhnlichen Parenchym unterscheiden

sie sich dadurch, daß die Wände stark verdickt und daß die Tüpfelungen einfach .... und schief gestellt sind. Dieses Gewebe bekommt, je näher es dem dünnwandigen Parenchym liegt, desto mehr eine unregelmäßige Gestalt, seine Zellen sind locker miteinander verbunden. Wenn die Zellen desselben voneinander entfernt sind, so sind sie nur an wenigen Stellen fixiert und zeigen dabei eine besondere Ausbildung ihrer Wände; sie stoßen nämlich durch gegenüberstehende Auswüchse, die an den Enden mit Tüpfeln versehen sind, aneinander" (von mir gesperrt). Es folgt dann ein Hinweis auf Sanios oben zitierte Stelle.

Beschreiben wir kurz das in Frage stehende Gewebe der *Anabasis:* Es handelt sich um ein dünnwandiges unverholztes Parenchym, der Genesis nach sek. Rindenparenchym. Fig. 13, Taf. XIII, stellt einen Radiallängsschnitt durch eine Stelle mit solchem Gewebe, Fig. 11, Taf. XIII, einen Querschnitt dar, Fig. 8 einige Zellen etwas schematisiert. Das Gewebe ist reich an großen Interzellularräumen, die dadurch gebildet sind, daß die Zellen sich meist nur durch Ausstülpungen direkt berühren. Diese Ausstülpungen sind an den Enden getüpfelt, indem sie ringsum ringförmig etwas verdickt sind, die Endstellen aber dünnwandig bleiben und der entsprechenden Stelle eines gleichen Gebildes einer anderen Zelle anliegen, wenn sie nicht blind in den Interzellularen enden.[1]) Die Ausstülpungen finden sich besonders in radialer Richtung zahlreich (vergl. auch Fig. 8). Die Zellen haben eine gewisse Ähnlichkeit mit „konjugierenden" Algenfäden, woher die Bezeichnung Sanios stammen mag.

Es sind übrigens Übergänge vom gewöhnlichen, getüpfelten zum konjugierten Parenchym zu konstatieren; ferner zeigt das stark radial gestreckte Parenchym der breiteren Verbindungsbänder der einzelnen Zonen (s. oben und unten) oft nur einzelne konjugierende Stellen (Fig. 8); jedoch gibt es häufig radial gestrecktes Parenchym ohne diese Bildung, das dann freilich auch nicht einfach, gewöhnlich getüpfelt zu sein pflegt, sondern zartwandig und ungetüpfelt ist.

Zu betonen ist, daß es sich beim konjugierten Parenchym nicht um ein besonders scharf begrenztes Gewebe handelt, das in kontinuierlichem Zusammenhang die Pflanze durchzieht, oder das wenigstens ganz scharf in bestimmter Weise lokalisiert wäre, sondern um eine mehr oder weniger stark erfolgende Modifikation eines Gewebes (des Rindenparenchyms), die an verschiedenen Stellen getroffen wird, vorzüglich da, wo zwischen Libriform und Libriform nur Rindenparenchym, keine Gefäße, kein leitendes Leptom auftritt (erster Fall von 1. a, oben S. 370), und an den Stellen, wo breite Parenchymstreifen das Parenchym verschiedener Zuwachsringe ver-

[1]) Es wäre von Interesse gewesen zu versuchen, Plasmodesmen in diesen Tüpfeln nachzuweisen, doch waren die technischen Schwierigkeiten einer Behandlung des zwischen so zähem Libriform liegenden Parenchyms zu groß.

binden (zweiter Fall von 1. b, oben S. 371). Die in Betracht kommenden Stellen sind Fig. 6 mit *c. P. 1—3* bezeichnet. Eine Tendenz zur Bildung konjugierter Zellen macht sich manchmal auch in breiteren Markstrahlen geltend.

Eine Vermutung über die Genesis dieses Gewebes ist unten geäußert. Es ist schwer, über die Funktion des Gewebes sich eine plausible Hypothese zu machen, da Reservestoffe (Speicherung) oder Transportstoffe in demselben nicht nachweisbar waren bei meinen Pflanzen, ferner die betreffenden Stellen vor der Behandlung mit Laugen nur schwierig zu finden sind, da genügend dünne Schnitte bei der Härte des Libriforms selten gelingen. Man möchte fast vermuten, daß Luft- oder Gasspeicherung in den großen In-

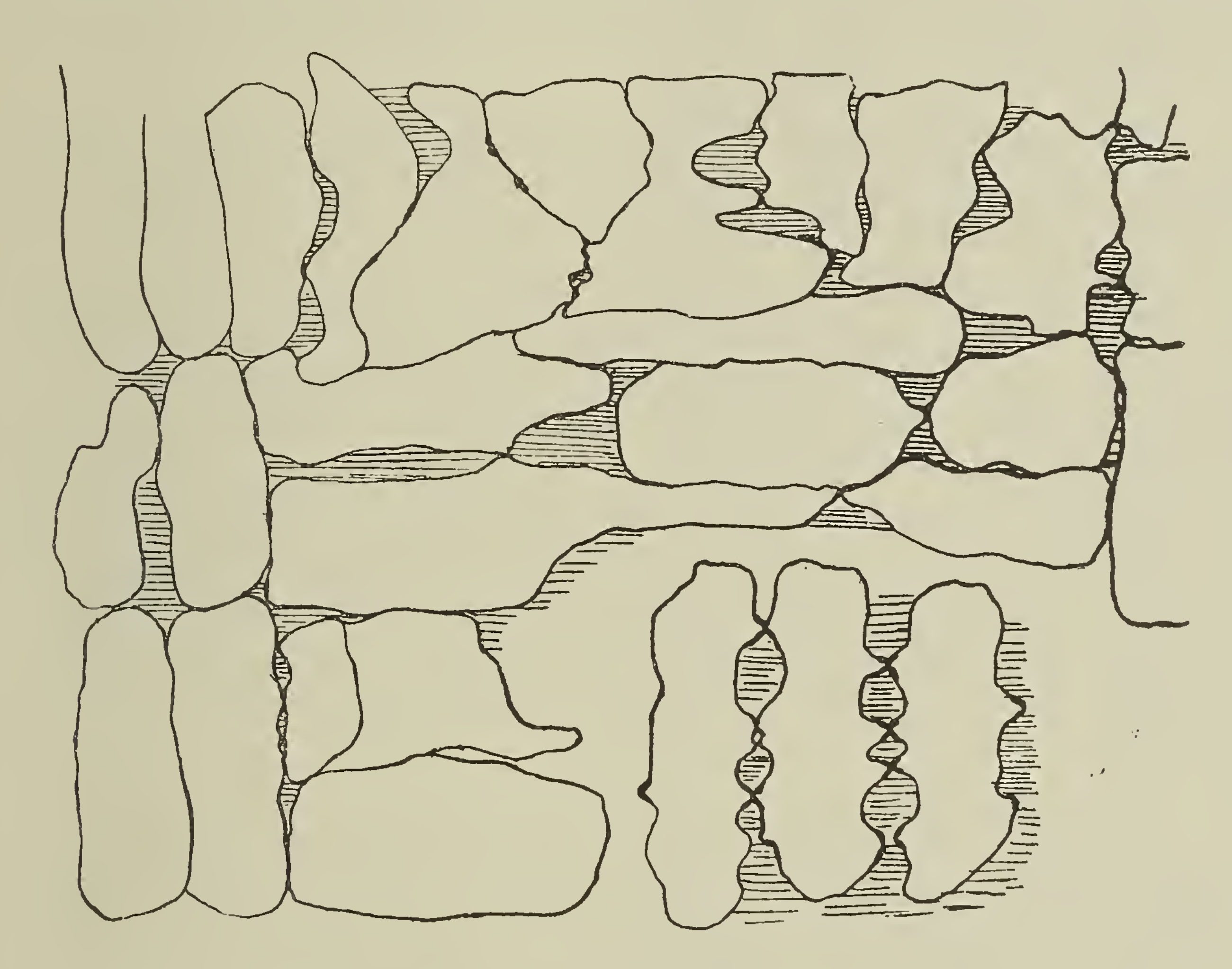


Fig. 8.
Längsschnitt durch Holz, aus der Stelle $c\,P_3$ von Fig. 6. p. 44.
Radiale Streckung des Parenchyms. Rechts unten einzelne konjugierte Parenchymzellen.
Vergr. 340.

terzellularen, die mit dem typischen sekundären stets interzellularenführenden Rindengewebe immer in Kommunikation sind, seine Aufgabe wäre, wenn die Physiologie auch sonst ähnliche Organe kennen würde. Vorläufig muß die Frage nach der Bedeutung dieser Bildung offen gelassen werden.

b. Parenchymatisches Gewebe von verschiedenartiger Ausbildung in den Gefäßteilen (vergl. die topogr. Übersicht S. 371, No. 3). Es handelt sich um Vorkommnisse unverholzter Zellen in kleineren Gruppen zwischen den Gefäß-Tracheidenzügen ohne bestimmte Lagerung, von wechselnder Größe, oft mehr prosenchymatisch ausgebildet, oft etwas verdickt und schwach ein-

fach getüpfelt, allerdings oft auch zumteil verholzt, ohne daß das in allen Fällen sicher entschieden werden könnte (vergl. Fig. 8 und 9, Taf. XIII). Ob und inwieweit solche Vorkommnisse als Holzparenchym resp. Prosenchym bezeichnet werden dürfen, ist wohl nicht leicht zu sagen. Gelegentlich werden sie klein (vergl. Fig. 8, Taf. XIII) und vereinzelt angetroffen, oder in radialer Richtung zwei bis drei gereiht. Radial gestreckt sind sie nicht. Sie machen dann den Eindruck ganz kleiner reduzierter Markstrahlen, wie sie beispielsweise Jaccard (Fig. 21. u. p. 80) beschrieben hat von Astansatzstellen, die dem Druck wachsender Äste ausgesetzt sind. Möglicherweise verdanken sie ihr Auftreten analogen, anormalen inneren Spannungen in den Geweben, wie sie bei dem eigenartig unregelmäßigen Dickenwachstum der anormalen Hölzer ja oft vorkommen dürften (vergl. auch unten bei Besprechung der Genesis des konjugierten Parenchyms).

Speicherungsprodukte ließen sich in den in Frage stehenden Zellen nicht nachweisen. Sie mögen nur als Material für anatomische Studien verwandter Erscheinungen hier verzeichnet sein.

Fig. 9, Taf. XII (*t. P.*) enthält auch noch Parenchymgruppen, die durch ihre Genesis und Lagerung eine Erwähnung verdienen, es sind in tangentialen Streifen zwischen Gefäße und Libriform, sowie Libriform und Libriform eingelagerte, ziemlich gut gereihte Parenchymzellen. Sie dürften, da nur selten und unregelmäßig vorkommend — stets an Stellen auch sonst etwas unregelmäßigerer Gestaltungen der Zuwüchse — keine besondere Bedeutung haben, sondern bedingt sein durch lokal gestörte innere Bedingungen des Kambiums zu gewissen Zeiten, die dasselbe veranlaßten, statt verdickter Faserzellen ein undifferenziertes Parenchym kurze Zeit zu produzieren.

c. Markstrahlartiges Gewebe.[1]) Solereder gibt für die *Chenopodiaceen* zwei Typen des anormalen Stengelbaues an, von denen unsere *Anabasis* einen Mitteltypus bildet, in den zentralen Partien vorwiegend dem zweiten, in den äußeren Partien dem ersteren entsprechend. Für den zweiten gibt er das Fehlen der Markstrahlen als Charakteristikum an, für den ersten das zuweilen zu konstatierende Vorkommen von verholzten, dünnwandigen Markstrahlen. Eingehendere Untersuchungen über die Markstrahlen der Chenopodiaceen liegen nirgends vor; es sollen deshalb, da ohne Zweifel diesen Gebilden bei den Fällen anormalen Dickenwachstums

[1]) Ich habe diese vorsichtige Bezeichnung vorgezogen und in der Beschreibung der Parenchyme auch sonst eine solche walten lassen, da doch eigentlich über die physiologische Bedeutung dieser Gewebe wenig oder nichts bekannt ist. Wenn z. B. Gheorghieff bei Besprechung von *Haloxylon Ammodendron* C. A. M. u. a. Pflanzen von Markstrahlen redet, die ihrer Entwicklungsgeschichte, ihren Strukturverhältnissen und ihrer physiologischen Aufgabe nach . . . „vollständig“ mit Markstrahlen übereinstimmen sollen, so ist mir aus seiner rein beschreibenden, nicht entwicklungsgeschichtlichen und nicht physiologischen Arbeit die Berechtigung dieser Behauptung Gernet (p. 174) gegenüber durchaus nicht klar. Eine eingehende Untersuchung über diese anomalen Strukturen wäre auch in Hinsicht auf die Markstrahlfrage sehr wünschenswert.

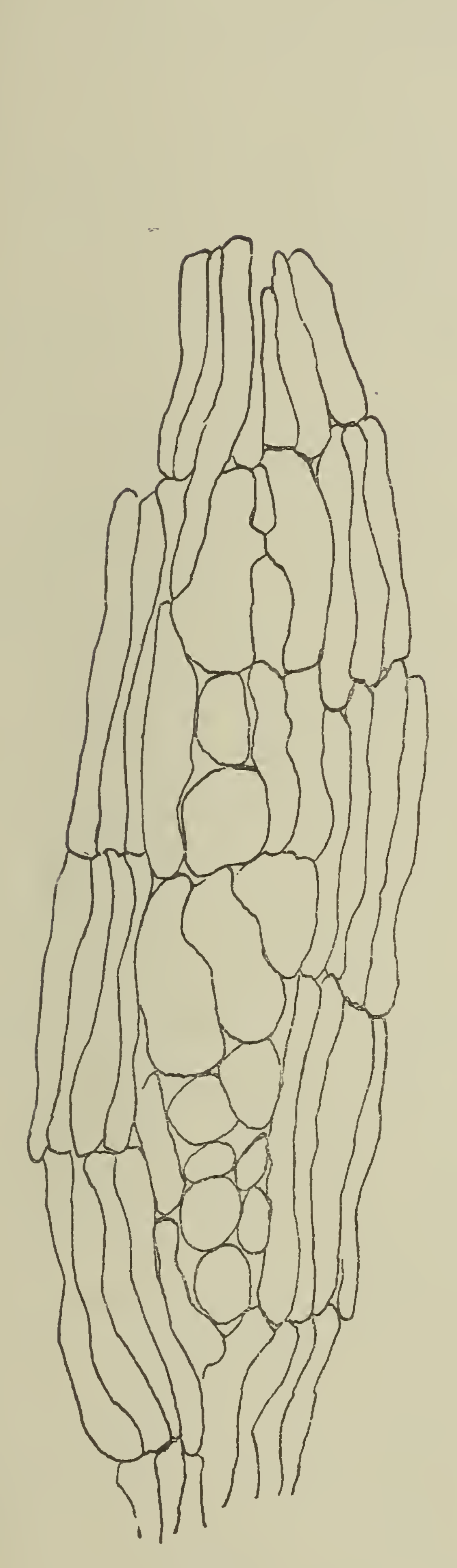


Fig. 9.
Tangentialquerschnitt durch Holz.
„Markstrahl“ in leitendem Leptom getroffen.
Vergr. 450 mal.

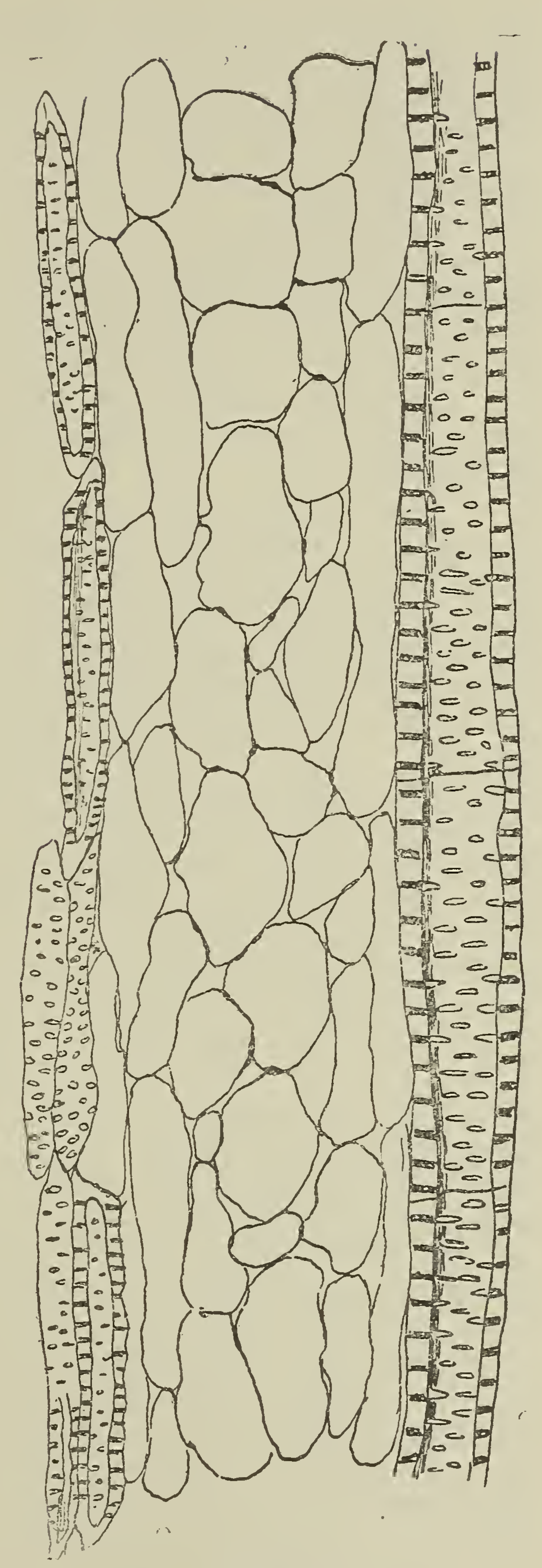


Fig. 10.
Tangentiallängsschnitt durch Holz.
„Markstrahl“ in der Gefäßzone getroffen
Stelle *MStr.* von Fig. 3. Taf. XII.
Vergr. 450 mal.

noch allgemeinere Aufmerksamkeit wird geschenkt werden müssen, Gewebekomplexe, die bei *Anabasis* eine Art Markstrahlen zu sein scheinen, besonders dargestellt werden. Es handelt sich dabei um Gewebekomplexe, die beidseitig der Kambiumlinie entstanden sind, im Gegensatz zum besprochenen konjugierten Parenchym oder noch zu erwähnenden Vorkommnissen. Es sind zweierlei „Markstrahlen" zu unterscheiden:

1. Solche, welche als schmale, gewöhnlich zwei Zellen breite, radiale Parenchymstreifen auch die Libriformzonen durchsetzen. Im Gefäß- und besonders im Leptomteil verbreitern sie sich oft in der Art der unter 2. zu nennenden „Markstrahlen".

2. Solche, welche nur mehr oder weniger tief vom Leptom aus als zwei bis mehrere Zellen breite Komplexe in die Gefäßteile hineingreifen.

Diese zweitgenannten sind es besonders, die durch ihre Struktur ein gewisses markstrahlähnliches Aussehen haben. Im Leptomteil sind sie auf Querschnitten nicht immer leicht zu umgrenzen, auf dem Längsschnitt (tangential) dagegen geben sie Bilder wie Figur 9, die einen kurzen solchen Markstrahl darstellt, während Figur 10 einen Tangentialschnitt durch den mittleren Teil eines mächtigeren „Markstrahles" im Holzteil, zwischen den Gefäßen, darstellt. Die Höhe dieser Markstrahlen kann bis zehnmal die Länge der begleitenden normalen Parenchymzellen, Tracheiden oder Gefäßteile erreichen. In ihrer Struktur zeigen sie stets eine zentrale Partie aus mehr oder weniger isodiametrischen Zellen, rundlich oder mehr kubisch bis etwas radial gestreckt, die radiale Streckung jedoch selten bedeutend. Die innere Partie ist umgeben von mehr oder weniger dem gewöhnlichen Parenchym sich nähernden, aufrecht stehenden Zellen. Diese Partie der „Markstrahlen" ist mit großen Interzellularen ausgestattet; die Verdickung der Zellen variiert, ebenso die Tüpfelung. An vereinzelten Stellen kann man gelegentlich Tendenz zur Bildung konjugierter Zellen konstatieren. Im übrigen ist noch bemerkenswert, daß, wenn die Zellen der inneren Partie etwas eckig ausgebildet sind, sie gewöhnlich an den Ecken getüpfelt sind. Ein Vorwiegen der Tüpfel in radialer Richtung ist nicht zu konstatieren. Sind die Zellen zart gebaut, so sind Tüpfel gar nicht ausgebildet.

Die erstgenannten „Markstrahlen" sind in ihrer Höhe etwa gleich den oben besprochenen. Ihre Untersuchung ist sehr erschwert, da dünne Längsschnitte durch das eminent harte und zähe Libriformgewebe nicht leicht zu gewinnen sind. Tüpfelung habe ich an den Zellen dieser Gebilde nicht beobachtet. Interzellularen sind nicht in dem Maße wie bei den eben besprochenen ausgebildet und besonders im Libriformteil beschränkt.

Was die Häufigkeit der „Markstrahlen" anbetrifft, so ist dieselbe sehr verschieden. Im allgemeinen enthalten die inneren älteren Partien der in Betracht kommenden Organe weniger solche Durchbrechungen des Libriforms, nie aber fehlen sie völlig.

Dies sind morphologisch-anatomische Befunde. Inwieweit die Funktion dieser Gebilde die Rechtfertigung für die Bezeichnung

„Markstrahlen" gibt, kann ich nicht sagen. Ich vermochte keine Speicherung und Leitung in denselben zu konstatieren. (S. u.)

d. Breitere Parenchymstreifen, die einzelne Zuwachszonen miteinander verbinden (vergl. Fig. 9, *bP*, Taf. XII und Fig. 6, cP_3 und *P*, Text).

Diese Parenchymzonen befinden sich insbesondere an solchen Stellen, wo, auf denselben Raum bezogen, die Zahl der Zuwachszonen eine verschiedene wird in zwei nebeneinanderliegenden Partien, sodann auch an Stellen veränderter Lagerung und unregelmäßiger Ausbildung der Zonen (Figuren wie oben).

Die Zellen dieser Stellen zeichnen sich aus durch lockere Anordnung, sehr variable Größe, besonders Radialverlängerung, gelegentliches Vorkommen konjugierter Zellen, Fehlen reihiger Anordnung. Sie zeigen oft sehr unregelmäßige Gestalt, insbesondere auf dem Radialschnitt tritt diese hervor (vergl. Fig. 8).

Diese Parenchymgruppen sind nicht sehr häufig. Sie machen, durch ihre gelegentlich überaus lockere Ausbildung und verzerrten Zellformen, den Eindruck eines passiv geformten Gewebes (vergl. darüber S. 381). Man kann sie allenfalls auch mit Markstrahlen vergleichen, ihrer Genesis wegen jedoch noch weniger gut als die unter „Markstrahlen" beschriebenen Gewebe:

3. Genetisches über die sekundären Gewebe.

Das Wesentliche des anomalen sekundären Dickenwachstums der Art, wie es bei *Anabasis* auftritt, ist das stets erneute Auftreten und Wiedererlöschen von neuen Kambiumzonen in den äußeren Zellschichten der vom jeweilen vorausgegangenen Kambium gebildeten sekundären Rinde. Auf diese Weise kommen in radialer Richtung abwechselnd Holz und Bastteile zur Ausbildung.

Fig. 14, Taf. XII, stellt ein Stück eines zirka einen Zentimeter dicken Stämmchens dar, an welchem das Auftreten eines neuen Kambiums eben zu beobachten ist. Das alte Kambium hat bereits Libriform und etwas Gefäße gebildet, nach außen einen ziemlich breiten Streifen Rinde, in der ein Phellogen Kork bildet. Es tritt nun in diesem der Reihung der Zellen nach mit dem alten Kambium ziemlich genau übereinstimmenden sekundären Rindenparenchym ein neues Kambium auf, indem sich eine Schicht von Parenchymzellen tangential teilt. Das geschieht zu einem Zeitpunkt, wo sich in den dem alten Kambium genäherten, nach außen abgeschiedenen Leptompartien die Teilungen, die zur Bildung des schmalzelligen leitenden Leptomteils führen, noch nicht oder erst in einzelnen Zellen vollzogen haben, und wo das alte Kambium noch durchaus in Tätigkeit ist; es hat noch relativ wenige Gefäße gebildet und setzt normalerweise seine Produktion zentripetal und zentrifugal noch fort. Das neue Kambium beginnt mit der Bildung von Libriform nach innen und Parenchym nach außen, nach einiger Zeit bildet es an bestimmten Stellen Gefäße, an diesen hört die Libriformbildung auf, an den andern benachbarten kann sie weitergehen.

Durch diese Verschiedenheit kommen die Varietäten 1 und 3 des Verhältnisses von Gefäßgruppen zu Libriform zustande (vgl. S. 365f.). Alles Libriform wird vom Kambium nach innen (zentrifugal) erzeugt, was auch zu der angenommenen Bezeichnung berechtigt. Vom Kambium zentripetal abgegebene Zellen nehmen nie Stereidencharakter an. In dieser Weise entstehen die Zuwachszonen. Die früher (S. 365f.) beschriebenen Variationen in der Ausbildung der Stammquerschnitte bezügl. des mechanischen Systems hängen zusammen mit dem verschiedenen Auftreten der neuen Kambien. Legen sich diese nämlich als an den Enden frei im Parenchym endigende Zonen an, deren Krümmungsradius mehr oder weniger dem des Stammrandes oder der exzentrischen Zuwachsteile entspricht, so kommt die unter 1. beschriebene Variation zur Ausbildung. Entsteht das neue Kambium aber als bogenförmig mit dem alten verbundenes, sich diesem anschließendes Kambium, so entsteht die unter 2. beschriebene Variation: die Leptomteile werden eingeschlossen in Holzpartien.

Durch die grundlegenden Arbeiten von Morot und Hérail hat sich eine Diskussion entsponnen darüber, wie sich die neuen Kambien entwickeln. Der erstere meinte, der neue Kambiumbogen entstehe frei über dem resp. im Leptom und breite sich nach beiden Seiten aus, um event. in Berührung mit dem alten Kambium zu kommen; letzterer glaubte, daß der neue Kambiumbogen einseitig seitlich im alten Kambium entstehe und sich von dort bogenförmig ausbreite, um zuletzt eventuell wieder das alte Kambium an anderer Stelle zu treffen.

Beide Autoren führen für ihre Fälle Beispiele an. Neuerdings machte Leisering (1899. p. 292) darauf aufmerksam, daß bei manchen Chenopodiaceen die sukzessiven neuen Kambien der Zuwachszonen nicht auseinander entsprungen sein können, da sie gar nie miteinander in Beziehungen treten, wie ja auch die von ihnen gebildeten Holzteile sich nicht berühren, und somit schon deshalb Hérails Ansicht nicht allgemein gelten könne. Mit dem Hinweis auf diese Bemerkung referiert auch Haberlandt über diese Frage.

Anabasis aretioïdes, bei der ich diesen Punkt verfolgte, liefert ein Beispiel — das übrigens wohl auch bei anderen Chenopodiaceen zu finden sein dürfte — dafür, daß die beiden Modalitäten der Kambiumbildung in ein und derselben Pflanze realisiert sind. Es darf diesem Unterschied in den beiden Modalitäten sonach jedenfalls keine zu große Bedeutung zugeschrieben werden. Daß nämlich in vielen Fällen das neue Kambium sich unabhängig von dem alten im sekundären Rindenparenchym entwickelt, für einen und denselben Bogen auf dem Querschnitt oft an verschiedenen Stellen zugleich erscheinend, beweisen direkte Beobachtungen des Auftretens desselben, und sodann auch die Bildung von Holzzuwachszonen, die mit den alten nicht in Berührung sind (vergl. oben). Ferner auch der schon erwähnte Umstand, daß das erste extrafaszikuläre Kambium sich im Pericykel ebenfalls ganz unabhängig von dem alten (der primären Bündel) entwickelt, was schon deshalb notwendig ist, weil ein interfaszikuläres Kambium,

von dem aus nach Hérails Fällen bei gewissen Chenopodiaceen die Entwicklung des ersten extrafaszikulären (einseitig bogenförmig) ausging, gar nicht gebildet wird, das Interfaszikulargewebe sklerifiziert sich ja. — Daß aber in andern Fällen auch das neue Kambium sich im Anschluß an das alte einseitig bogenförmig entwickelt, wenn es auch schwer ist, das Kambium selbst sicher zu verfolgen (da nämlich dieser Modus mehr in jüngeren Organen auftritt, wo die Scheidung des kleinzelligen sekundären Parenchyms vom Kambium nicht leicht ist), zeigt doch das Auftreten und die Form der dem Kambium parallel sich entwickelnden, einseitig entstehenden Holz- (resp. Kambium-) Bogen, die auf einer Seite mit dem alten Holzbogen (resp. Kambium) in Berührung, sich nun allmählich bogig ausdehnen und dann, das Leptom einschließend, wieder mit dem alten Holz (resp. Kambium) vereinigen (vergl. Fig. 7, *B*).

Eine weitere Frage wäre nun, ob auch frei angelegte Kambien, nicht einseitig vom alten Kambium entspringend, sich mit den alten Zonen durch beidseitiges Sichsenken in Verbindung setzen, was dann effektiv denselben Erfolg hätte wie das einseitige Entspringen und Wachsen nach Hérail — es würden Leptominseln eingeschlossen —, dies kann ich für die oberirdischen Organe nicht behaupten, da ich es nicht beobachten konnte, halte es aber doch für wahrscheinlich, da es in den Wurzeln der Fall ist. In diesen kann die Entstehung der Holzbogen ganz unabhängig von den alten geschehen oder einseitig unabhängig, oder die ursprünglich unabhängigen Kambien treten in Beziehung zu den alten: die Holzbogen legen sich, von der Mitte ausgebildet, an die alten an. Die Wurzeln neigen nämlich mehr dazu, auch bei größeren Dicke noch Maschenstruktur des Libriforms zu bilden, während die oberirdischen Organe häufiger zur Bandstruktur übergehen.

Das Resultat der Untersuchung ist die Erkenntnis, daß es sich auch bei ein und derselben Pflanze nicht um die Alternative zwischen der Morotschen oder der Hérailschen Ansicht handelt bezügl. der Genesis und Entwicklung der Kambiumbogen, sondern daß beide nebeneinander vorkommen.

Die neuen Kambien sind von sehr verschiedener Ausdehnung, bald umfassen sie und die aus ihnen gebildeten Holzbogen oder Maschen den halben Kreisumfang oder mehr, oder doch die ganze Länge der Peripherie des exzentrischen Stammteils, bald werden enge Maschen oder kurze Bänder ausgebildet oder Zwischenformen zwischen beiden. Das variiert, ohne daß man Ursachen dafür angeben könnte.

Einzig das läßt sich sagen, daß eine ziemlich enge Maschenstruktur im hypokotylen Teil Regel ist.

Was die Kambien anbetrifft, so erscheinen sie auf dem Querschnitt für längere Bogen oft an verschiedenen Stellen zugleich und verbinden sich erst allmählich. Wie sie sich auf dem Längsschnitt verhalten, insbesondere ob eventuell in verschiedener Höhe ein und desselben Stammes Maschen und Bandstruktur für dieselbe Zuwachszone vorkommen, ist eine Frage, die sich nur an einem

geeigneten Objekt untersuchen ließe, m. W. aber auch noch zu lösen wäre.

Nur partielles Auftreten von neuen Kambien führt zur Exzentrizität der Organe. Warum sie nur an gewissen Punkten partiell auftreten, ist vorläufig für *Anabasis* weder kausal noch teleologisch verständlich.

De Bary hat (§ 192) eine Gruppierung der verschiedenen Arten der Genesis anomalen und sekundären Zuwachses der Chenopodiaceen und anderer Familien versucht, wobei er besonders zwei Haupttypen unterscheidet. Unser Fall würde zum ersten Haupttypus gehören. Die Einteilung de Barys ist übrigens, worauf schon Morot hingewiesen hat, dadurch hinfällig, daß die Existenz seines zweiten Haupttypus (extrafaszikulärer Kambiumring, der dauernd tätig bleibt und an seiner Innenseite abwechselnd kollaterale Bündel und Zwischengewebe bildet) bestritten wird (vergl. Leisering 1899). Volkens diesbezügliche Ausführungen über die Chenopodiaceen gelten somit auch nicht mehr.

Betont werden mag noch, daß bei *Anabasis* das erste extrafaszikuläre Kambium, wie schon gesagt, aus dem Pericykel, nicht im Leptom der primären Bündel entspringt, wohl aber alle folgenden sekundären Kambien im sekundären Leptom (Rindenparenchym).

4. Spezielles zur Genesis einzelner Gewebe.

Zur Erklärung der Entstehung des konjugierten Parenchyms und des radialgestreckten Parenchyms überhaupt. Dafür soll wenigstens ein Gesichtspunkt gegeben werden, der sich bei der Untersuchung der Verbreitung der betreffenden Bildung und der übrigen Gewebe ergeben hat. Ich glaube, daß innergewebliche Spannungen, und zwar besonders Zugspannungen, bei der Entstehung des Gewebes von Bedeutung sein dürften. Es ist schon Seite 52 das Vorkommen des Gewebes in bester Ausbildung an Stellen, wo zwischen Gefäßgruppen lokal zwischen dem Libriform zweier Zuwachszonen nur Parenchym gebildet wird (vergl. dazu Fig. 9, Taf. XII, und Fig. 6, Stelle cP_1 und $_2$). Versuchen wir uns den Gang des Wachstums an diesen Stellen schematisch zurecht zu legen. Die beifolgende Skizze (S. 381) möge den Vorgang erläutern:

Ein Kambium hat einen gewissen Komplex Libriform erzeugt, der bandartig von überall ziemlich gleicher Breite ist. In einem gegebenen Moment beginnt nun lokal die Bildung von Gefäßen, in der schematischen Figur von $a-a$. Diese Bildung ist zentrifugal, das Kambium wird nach außen geschoben. Neben dieser Stelle von $b-b$ stellt das Kambium zwar auch die Libriformbildung ein, produziert aber nicht Gefäße, sondern stets in schwachem Maß weiterhin Parenchym, zentripetal. Es wird also $b-b$ relativ gegen $a-a$ verschoben, und an der Stelle $a-b$ erleidet das Kambium eine Verbiegung. Dasselbe wiederholt sich zwischen den Stellen $b-c$ und $c-c$. Die Gewebeabscheidung ist bei $a-a$ und $c-c$ in der

Richtung eine andere als bei b—b. Auf das Gewebe von a—c wird, je mehr die Kambien von a—a und c—c nach außen rücken, a—b und b—c verbogen werden und b—b zurückbleiben, infolge ihres relativen Zurückbleibens ein Zug ausgeübt, oder doch zum mindesten müssen die innern Gewebespannungen veränderte, anormale sein. Man erkennt auch (Fig. 9, Taf. XII, und besonders Fig. 11, Taf. XIII), das Hinausschieben des leitenden Leptomteils als dort am stärksten, wo der Gefäßzuwachs am größten ist, und ein relatives Zurückbleiben desselben an den Stellen, die den Orten a—b und b—c im Schema entsprechen.

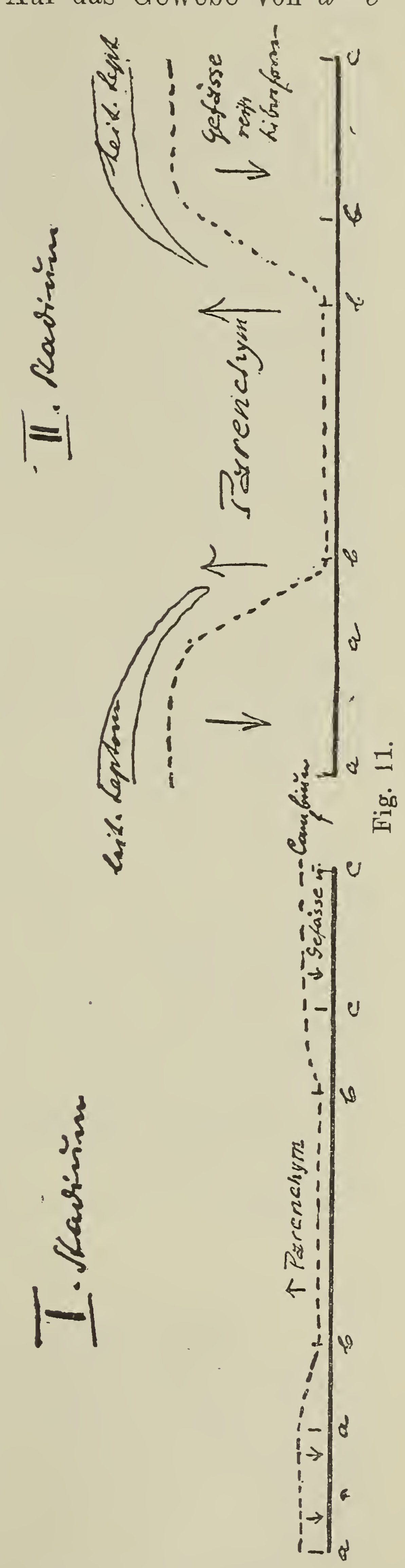


Fig. 11.

Die radiale Streckung der Zellen wird so verständlich; sind sie nun getüpfelt, so werden sie an den durch Tüpfel verbundenen Stellen zumteil wenigstens besser zusammenhalten, so daß bei Zugsspannungen solche Röhrchen und damit Interzellularen geschaffen werden. Das erklärt auch das Blindendigen mancher Ausstülpung: bei der fortschreitenden Streckung haben sich die Zellen dort doch noch gelöst.

Ist das Gewebe der betreffenden Stellen aber zartwandig und ungetüpfelt, so entstehen einfach radial verzogene Zellen mit Interzellularen, die größer sind als sonst üblich, wie man solche auch beobachten kann. Das ist insbesondere der Fall an jenen Stellen breiterer Parenchymverbindungen verschiedener Zuwachszonen (zweiter Fall von 1. b. S. 371. Es handelt sich hier um ein Gewebe, das seiner Genesis nach meist vom Kambium nach außen abgegeben ist, um Rindenparenchym also, das aber zufolge seiner topographischen Lage in der Nähe unregelmäßiger Bildung von Zuwachszonen (siehe oben), passiv modifiziert wird. Die Zahl und Lagerung der Zuwachszonen an den betreffenden Stellen würde, wenn man sich ihre Genesis analog dem vorhin gezeichneten Schema schematisieren würde, ähnliche Wachstumsrichtungs- und damit Spannungsdifferenzen ergeben.

Kork und Korkbildung.

(Bez. der primären vergl. S. 360.)

Die Ausbildung des Korkgewebes ist eine einfache. Es werden mehr oder weniger regelmäßig abwechselnde Schichten von Korkzellen gebildet, einerseits mit stark verdickten und verkorkten Tangentialwänden und von mehr oder weniger abgeplatteter Gestalt und anderseits mit schwach verdickten, verkorkten, mehr oder weniger isodiametrischen und oft verbogenen oder zusammengefältelten Wänden und von mehr isodiametrischer Form. Trennungs-Phelloide werden nicht beobachtet. Das Zerreißen der Schichten, das zum Abschülfern der Borke führt, geschieht sowohl in den dünnen Radialwänden der sonst stark verdickten Zellen als auch in den schwach verdickten Korkzellenkomplexen.

Anfangs werden Zonen schwacher Korkzellen in die gewöhnlichen in mehr oder weniger bestimmter Art und Weise eingelagert. Später ist die Ausbildung der beiden Arten von Kork in ihrer gegenseitigen Lagerung ganz unregelmäßig und allmähliche Übergänge sind häufiger.

Schleimkorke, wie sie Jönsson bei einigen Chenopodiaceen nachgewiesen hat, kommen bei dieser Anabasisspezies nicht vor; Lenticellen im Kork habe ich nie beobachtet. Risse im Kork, gelegentlich bis nahe an das Phellogen hin, ermöglichen wohl zumteil den Gaszutritt.

Die Tätigkeit der Phellogene dauert verschieden lang und ist, wenn nicht ein starkes Dickenwachstum deren Erneuerung öfter notwendig macht, nicht leicht bezüglich ihrer Dauer zu verfolgen, da, wenn ein neues Phellogen in der Rinde auftritt, die zwischen diesem und dem alten liegenden Zellen in der Regel verkorken. (Neue Phellogene treten außer den normalen auch bei Verletzungen auf, und zwar dann in den sekundären Parenchymen innerer Zonen. Neue Kambien treten in solchen nie auf.) Wundphellogene können auch durch Teilungen der Rindenparenchymzellen in anderer als tangentialer Richtung entstehen.

Kork und Korkbildung der *Anabasis aretioïdes* weisen in dem älteren Stadium somit keine Besonderheiten auf. Die Mächtigkeit des Korks ist anfangs relativ groß, später nicht mehr, da sie gewöhnlich nur 1 bis höchstens 2 mm umfaßt.

Anmerkungen.

1. Der Begriff des Zwischengewebes spielt bei der Besprechung der anomalen Chenopodiaceen-Stammstrukturen besonders in der älteren Literatur eine Rolle. Genetisch ist das Zwischengewebe nichts einheitliches, es ist ein vorwiegend topographisch begründeter Begriff, der mehr nur der Beschreibung dient. Es kann aus Sklerenchym oder aus unverdicktem parenchymatischem Gewebe bestehen oder auch aus beiderlei. Für die Beschreibung der Anabasisstammstruktur habe ich den Begriff nicht verwendet, weil die Umgrenzung des als „Zwischengewebe" allenfalls zu bezeichnenden Komplexes hier nicht so leicht und einfach sich ge-

staltet wie bei anderen Chenopodiaceen mit mehr oder weniger deutlicher umschriebenen Bündeln. Einfach würde sich die Sache gestalten beim jungen Dickenwachstum, wenn man einfach alles Sklerenchym, das die Maschen, in denen die nicht sklerenchymatischen Partien sitzen, bildet, als Zwischengewebe ansprechen wollte. Aber mit welchem Rechte dieses (als Libriform) vom Gefäßbündel getrennt werden sollte, während man die parenchymatische sekundäre Rinde zu diesem rechnet, ist nicht ersichtlich. Und wie wollte man in älteren Dickenwachstumsstadien dieses Gewebe umgrenzen? Der Begriff des Zwischengewebes wird in Fällen wie bei *Anabasis*, wo dieses sich nicht als histologisch einheitliches Gewebe ganz natürlich zusammenfassen läßt, und wo die genetische Betrachtung durchgeführt wird, unnötig und am besten nicht verwendet.

Demgemäß verzichte ich auch auf eine Einordnung des mechanischen Systems der *Anabasis aretioïdes* in die Übersicht über die mechanischen Systeme, die Gheorghieff in seiner vergleichend anatomischen, aber nicht genetischen Studie gegeben hat (XXXI. p. 152), da sich die Pflanze ohnedies nicht einem seiner Typen restlos einordnen lassen würde.

2. Gheorghieff hat eine Reihe von Strukturen holziger Chenopodiaceen abgebildet; *Anabasis aretioïdes* zeigt mit keiner eine größere Ähnlichkeit, am ehesten wäre sie etwa *Eurotia ceratoides* zu vergleichen, die Unterschiede besonders des etwas älteren Stammes resp. Asts sind aber doch so bedeutend, daß unser Beispiel eine Bereicherung der bekannten Typen darstellt.

B. **Anatomie der Wurzel.**

Das eigenartigste an der Anatomie der Wurzel ist die sehr weitgehende Übereinstimmung von deren Bau mit dem der oberirdischen Organe. Diese Übereinstimmung geht soweit, daß es nicht möglich ist, einzelne Schnitte, in denen nicht das Zentrum des Bogens erhalten ist, mit Sicherheit der Wurzel oder dem Stamm zuzuweisen.

Immerhin gibt es einige Punkte, in denen sich der anatomische Bau der Wurzeln von den oberirdischen Organen unterscheidet. Sie sind kurz zusammengestellt folgende:

a. **Topographie der Gewebe.**

1. Das Zentrum der Wurzel ist nicht von einem Mark eingenommen, sondern von einem zentralen Gefäßstrang, der auf dem Querschnitt als „Gefäßplatte“ erscheint, (Fig. 12. 13).

2. Die von Fron (1897. p. 366) vielfach bei Chenopodiaceen konstatierte spiralige Anordnung der Zuwachszonen — im Gegensatz zur konzentrischen im Stamm und in den Ästen — ist mehr oder weniger in den inneren Partien der Wurzeln der Pflanze auch zu konstatieren (über die Variationen vgl. unten).

3. Relativ stärkere Entwicklung von sekundärem Rindenparenchym in der jeweilen äußersten Zuwachszone,

direkt unter dem Kork. Dieses ist relativ kleinzelliger und mehrschichtiger als bei den oberirdischen Organen.

4. Längere Beibehaltung der Maschenstruktur des mechanischen Gewebes.

5. Häufigere Ausbildung der ganz ins Libriform eingesenkten Gefäßteile; letztere oft — dies nur in der Wurzel — in Form von in radialer Richtung im Libriform steckenden Keilen ausgebildet (vergl. einzelne Gefäßgruppen der Figuren 12 und 13).

6. Gelegentliche sehr starke Ausbildung von Libriform, die den Charakter des abnormen annimmt (Fig. 12).



Fig. 12.
Wurzel; Querschnitt.
K Kork; *G.p.* Gefäßplatte im Zentrum; *G.g.* Gefäßgruppen der Zuwachszonen.
l.L. leit. Teil des Leptoms; *P.* Parenchym. Vergr. 45 mal.

b. Histologisches.

Die Verholzung der Gefäße ist offenbar in der Wurzel eine etwas andere als im Stengel, sie sind nicht immer so leicht färbbar mit Saffranin und geben oft die Phloroglucin-Holzreaktion nicht typisch. Andern Holzreaktionen und Färbungsmitteln gegenüber dagegen verhalten sie sich typisch. Ferner erscheint das Libriform, ohne daß sich eine schwächere Verdickung oder schwächere Verholzung nachweisen ließ, dem Schneiden gegenüber eher etwas weicher als der Stamm und die Äste.

c. Betreffend die **Genesis** der sekundären Zuwachszonen ist den obigen Ausführungen nichts beizufügen. Die primäre Struktur der Wurzel war mir mangels Material nicht zugänglich und ein Studium der ersten Entwicklung nicht möglich. (1 mm dicke Wurzeln zeigen schon ganz sekundäre Struktur.)

Die Genesis des sekundären Korks ist dieselbe wie bei den oberirdischen Organen.

d. **Physiologische Unterschiede.** Relativ langsamere Ausbildung der Verdickung der Libriformkomplexe. Zwischen

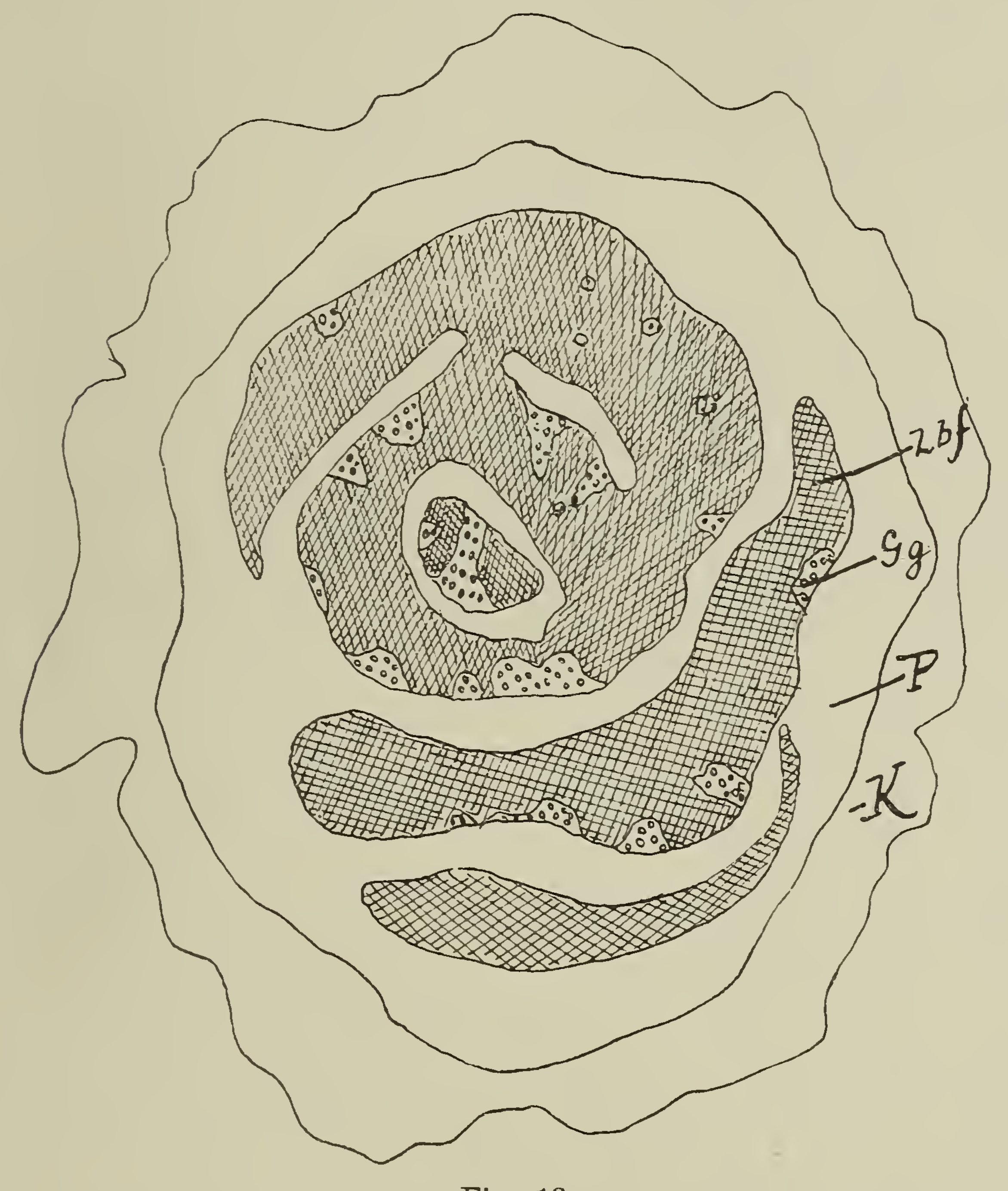


Fig. 13.
Wurzelquerschnitt wie Fig. 12. Abnorm stark sklerifiziert.
Vergr. 45 mal.

erzeugendem Kambium und völlig ausgebildetem Libriform zwei bis drei sich in sukzessiven Stadien der Sklerifikation befindende Zellschichten. Langsamer Transport der Baumaterialien mag in den von den Assimilationsstellen relativ entfernten Geweben das langsamere Sichverdicken bedingen.

Etwas späteres Auftreten der Kernholzbildung in der Wurzel mag erwähnt sein.

Es mögen noch einzelne der unter A genannten Punkte kurz näher besprochen werden: Die Punkte 1 und 2 ermöglichen stets die sichere Bestimmung eines Holzstückes als zur Wurzel gehörig. — Was die Variationen im spiraligen Bau anbetrifft (vergl. Punkt 2), so kann gesagt werden, daß etwa folgende Fälle beobachtet werden können:

1. Es sind wie nach Fron (1897, 1898) normal zwei Spiralen, die ineinanderverlaufend sich an die zentrale Gefäßplatte ansetzen; oder 2. es ist nur eine Spirale einigermaßen erkennbar ausgebildet; oder 3. der spiralige Bau ist kaum erkennbar, die Zuwachszonen sind unregelmäßig angeordnet, nur Bruchstücke von Spiralen erkennbar, oder mehr Maschenstruktur des Libriforms ausgebildet. Die Variationen des zentralen Wurzelbaues sind also ziemlich groß. Er ist unregelmäßiger als der zentrale Ast- oder Stammbau, wo stets eine ziemlich symmetrisch ausgebildete Maschenstruktur im Innern vorhanden ist.

Zu Punkt A. 6. Extreme Ausbildung von Libriform habe ich besonders in einer Wurzel einer ganz jungen Pflanze beobachtet und einen diesbezüglichen Querschnitt in Figur 13 dargestellt. Übrigens zeigt auch Figur 12 reichliche Entwicklung von Libriform im Gegensatz zu der Mächtigkeit der Gefäße. Die Figuren sind als Extreme mechanischen Gewebes in Wurzeln von Interesse. Ich fasse sie einfach als durch besondere lokale Verhältnisse bedingte extreme Variationen des anatomischen Baues auf. Die in Fig. 13 dargestellte Wurzel gehörte einer kleinen Pflanze an, die möglicherweise später zugrunde gegangen ist, immerhin zeigen auch ältere, mehrere Zentimeter große Polster oft im Zentrum eine starke Libriformentwicklung, relativ stärker als im späteren Zuwachs, so daß Fig. 12 wenigstens keine anormale Struktur darstellt. (Über die ökologische Bedeutung der Wurzelstruktur vergl. unten).

Hier mag nun auch noch das hauptsächlich — nicht absolut ausschließlich — in den Wurzeln beobachtete Auftreten einer Art von „verholzten Markstrahlen" erwähnt und besprochen werden.

Es hat Gheorghieff in seinen Angaben über den Bau verschiedener holziger Chenopodiaceen, so auch bei *Haloxylon Ammodendron,* eine Art sklerenchymatischer Markstrahlen besprochen. Ist es nun schon bei den parenchymatischen Geweben fraglich, wie weit dieselben als Markstrahlen bezeichnet werden dürfen (siehe oben S. 374), so ist es das noch mehr bei diesen Gebilden.

Bei *Anabasis aretioïdes* habe ich etwas ähnliches beobachtet: In radialer Richtung angeordnete, oft sehr radial gestreckte, schwach verdickte Zellschichten, die markstrahlenartig in der Topographie in das Libriform eingelagert sind, oft als direkte Fortsetzung parenchymatischer markstrahlenartiger Leptomkomplexe. In der Breite umfassen sie ein bis zwei Zellschichten; ihre Höhe ist nicht so hoch, wie die der parenchymatischen libriformdurchsetzenden Gewebekomplexe. Die Zellen haben das Aussehen von mehr oder weniger

verdickten und dito verholzten Parenchymzellen. Übergänge zum Libriform von der Art parenchymatischen, aber stark verdickten Libriforms (der „derbwandigen“ Zellen Gheorghieffs) habe ich dabei nicht beobachtet, jedenfalls würden sie durchaus nicht die Regel bilden. Das ganze Auftreten und die Ausbildung der Zellen machen es mir wahrscheinlich, daß es sich einfach um mehr oder weniger verdickte parenchymatische „Markstrahlen“ handelt, wie sie oben beschrieben wurden, die aus lokalen innern Ursachen ganz oder teilweise — auch das läßt sich gelegentlich konstatieren — verdickt und verholzt sind. In letzterem Fall besonders sieht man dann verschiedene Stufen der Verdickung und Verholzung an ein und demselben „Strahl“. Physiologisches gelang mir an diesen selteneren Vorkommnissen nichts zu eruieren. Ihre Lagerung im schwer zu behandelnden Libriform erlaubte bei ihrer schmalen Ausbildung keine nähere Untersuchung.

Anhang zum IV. Kapitel.

Versuch der approximativen Altersbestimmung der Polster.

No.	Polster			Maximaldurchmess. d. Stämmchens am Boden	Max. Radius d. Stämmchens am Boden	Maximum der Zuwachszonenzahl			Maximale Astlänge	Bei Zuwachs von mm pro Jahr	Alter in Jahren	und dabei Zuwachszonen pro Jahr rund	Bei Zuwachs v. 3 Zonen ist nötig Längenzuwachs v. mm pro Jahr
	Länge cm	Breite cm	Höhe cm			Kernholz	Weichholz	Total					
				mm	mm				cm				
1.	19	17	11	27	17	28	24	52	10	2	50,0	1,0	6
										5	25,0	2,0	
										10	12,5	4,0	
2.	14	12	11,5	25	12	20	17	37	c. 10	2	50,0	0,6	8
										5	25,0	1,5	
										10	12,5	3,0	
3.	6,5	4	4	7	6	14	12	26	3,5	2	17,5	1,5	4
										5	7,0	3,5	
										10	3,5	7,5	
4.	6,5	4	3,5	8	6,5	10	10	20	4	2	20,5	1,0	5,8
										5	8,0	2,5	
										10	4,0	5,0	
5.	8	6,5	3,5	7	4	5	8	13	4	2	20,0	0,6	10
										5	8,0	1,5	
										10	4,0	3,0	
6.	6,5	5	2	4	3	6	4	10	3,5	2	17,5	0,5	10
										5	7,0	1,5	
										10	3,5	3,0	
7.	3,5	3	3,5	8	4,5	12	5	17	4	2	20,0	0,8	6,4
										5	8,0	2,0	
										10	4,0	4,0	

Die Altersbestimmung der Polster von *Anabasis* könnte exakt nur durch jahrelanges Beobachten verschiedener Pflanzen an Ort und Stelle geschehen. Auf Grund der vorliegenden Untersuchung jüngerer Polster kann jene Bestimmung mit irgend

welcher Sicherheit nicht geschehen, da die Zahl der jährlichen Zuwachszonen ebensowenig festzustellen ist wie der jährliche Längszuwachs der Sprosse; diese wachsen völlig kontinuierlich. Die in der vorstehenden Tabelle enthaltenen Zahlen besitzen aber doch ein gewisses Interesse, insofern sie wahrscheinlich machen, daß das Wachstum der einzelnen Individuen ein sehr verschiedenes ist (vergl. z. B. No. 5 und No. 4 der Tabelle; oder dazu No. 7, ein Polster von sehr kleinen Dimensionen, und doch der Zuwachszonenzahl nach älter als 5 und 6).

V. Kapitel.

Physiologische und ökologische Notizen. Zusammenfassung der Ökologie.

Leider kann ich über die physiologische Rolle der Gewebe, über Stoffwechsel und Wasserbilanz nur folgende spärliche Notizen meist negativer Natur geben.

Die Rolle der verschiedenen Parenchymkomplexe nachzuweisen ist nicht gelungen. Namentlich war es auch in frisch aus Beni Ounif Anfang Februar und Anfang Mai erhaltenen Pflanzen nicht möglich, in irgend einem Teile derselben Speicherung nachzuweisen. Nur im leitenden Leptomteil konnte Eiweiß nachgewiesen werden. Eine endgültige Entscheidung der Frage, was oder ob überhaupt gespeichert wird, ist nur durch kontinuierliche Beobachtung während der ganzen Vegetationszeit möglich. Vielleicht ist durch die kontinuierliche und langsame Art des Wachstums Speicherung ausgeschlossen; auch die geringe Differenzierung des Leptoms (keine Siebröhren!) hängt wohl damit zusammen.

Herr Dr. Stieger ist am agrikultur-chemischen Laboratorium der eidgenössischen technischen Hochschule mit einer eingehenden chemischen Untersuchung der Pflanze beschäftigt. Er teilt mir aus seinen bisherigen Resultaten folgendes mit:

„Die *Anabasis* enthält sehr reichlich Hemizellulose[1]), die bei der Hydrolyse Galactose und Arabinose lieferte. Eine Untersuchung des wässerigen Extraktes der oberirdischen Pflanzenteile auf Eiweißabbauprodukte ergab weder Asparagin, Glutamin noch Arginin, dagegen konnte Allantoïn isoliert werden.“

Eine eingehende Darstellung der chemischen Zusammensetzung dieser Pflanze wird sich in der Arbeit des Herrn Stieger finden.

Herr Dr. C. Fehlmann in Zürich hatte die Güte, eine Aschenanalyse der Pflanze (zirka 1—2 cm lange Sproßspitzenstücke von verschiedenen Polstern mittlerer Größe wurden benutzt) auszuführen. Sie ergab folgendes:

---

[1]) Sie ist nach freundlicher Mitteilung von Herrn Prof. Schellenberg, der auf unsere Bitte die Pflanze daraufhin untersuchte, sowohl in der verdickten Epidermis wie im Libriform enthalten; ob sie als Reservestoff oder als mechanische Verstärkung figuriert, konnte nicht entschieden werden.

Rohasche	18,58 %
Kohle, Sand, Ton etc. . . .	4,9
K_2O	3,6
Na_2O	0,8
CaO	49,7
MgO	2,4
Fe_2O_3	6,1
P_2O_5	3,6
SO_3	5,2
SiO_2	1,4
Cl	0,2
Rest-CO_2	22,1
	100,0 %

Inbezug auf die Wasserbilanz ist festgestellt, daß eine nennenswerte oberirdische Aufnahme von Wasser nicht stattfindet, weder durch die Epidermis noch durch die Haare (vergl. S. 348). Nach den neuen schönen Untersuchungen Fittings scheint hoher osmotischer Druck bei der Wasserversorgung der Wüstenpflanzen eine wichtige Rolle zu spielen; leider gelang es an dem nicht mehr ganz frischen Material nicht, durch Plasmolyse den osmotischen Druck zu bestimmen und ebensowenig war es möglich, eine genügende Menge Saft zur kryoskopischen Untersuchung zu gewinnen. Immerhin spricht der etwas salzige Geschmack des Zellsaftes für hohen osmotischen Druck.

Den wahrscheinlich beträchtlichen Tiefgang der Wurzeln festzustellen, wäre nur durch umfangreiche Grabungen und Sprengungen möglich gewesen, wozu beim Einsammeln des Materials die Gelegenheit fehlte. Da auch die Tiefe der lufttrockenen Schicht des Bodens nicht bekannt ist, sind wir über die Wasserbilanz der *Anabasis* sehr ungenügend orientiert. Immerhin ist nach den vorhandenen Wurzelstücken deutlich zu erkennen, daß eine direkt senkrecht absteigende Pfahlwurzel vorkommt (vergl. die Photographie S. 331), so daß die Pflanze bald von den oberflächlichen Bodenschichten in ihrer Wasserversorgung unabhängig ist. Ob sie allerdings das Grundwasser erreicht, ist unsicher und nicht wahrscheinlich, für junge Pflanzen ausgeschlossen.

Die starke Verholzung von Stamm und Wurzel erhöht die Härte und Festigkeit des Gesamtpolsters, sie steht wohl in Zusammenhang mit dem warm-trockenen Klima (s. Warming, 1909, p. 129). Die reiche Ausbildung weitlumiger Gefäße dient vielleicht nicht nur der Leitung, sondern auch der Speicherung von Wasser.

Ökologische Zusammenfassungen

speziell den Wasserhaushalt betreffend und den Wüstenstandort mit seinen Besonderheiten berücksichtigend.

A. Oberirdische, Wasser nicht aufnehmende Teile.

1. Charakteristisch ist, daß die oberirdischen Organe kein Wasser aufnehmen. Dies im Gegensatz zu anderen Polster-

pflanzen, die oberirdische, ins Innere des Polsters gehende Saugwürzelchen entwickeln (siehe Anhang S. 394), im Gegensatz ferner zu anderen Wüstenpflanzen, die, wie besonders Volkens gezeigt hat, oberirdisches Wasser: Tau und hygroskopisch angezogenes Wasser aufnehmen.

2. Vielmehr sind die oberirdischen Teile zwar alle ausdauernd (im Gegensatz zu manchen nicht seltenen annuellen und perennierenden Wüstenpflanzen), aber durchaus nach den Prinzipien möglichster Erleichterung der Wasserleitung (gute Gefäßentwicklung) und der möglichsten Festhaltung des Wassers gebaut (durch Abschluß und Schutz vor Wasserverlust und Verdunstung nach außen) und zudem ermöglicht

3. der Bau der assimilierenden jungen Sprosse mit ihren Blättern eine erhebliche Speicherung von Wasser.

In dieser Hinsicht kann das Blatt ganz gut als Sukkulentenblatt bezeichnet werden, das freilich zugleich eine den Sukkulenten sonst nicht eigene Härte und starke Verholzung (Bast!) mit der Sukkulenz vereinigt, auch in dieser Hinsicht wie in seinem topographisch-anatomischen Bau ein sehr eigenartiges Blatt. Demselben Zweck der Wasserspeicherung dienen eventuell auch die weitlumigen Gefäße in Wurzel, Stamm und Ästen.

Diese drei Punkte resümieren die Prinzipien des Wasserhaushalts der oberirdischen Teile der Pflanze. — Den eigenartigen sonstigen Lebensbedingungen, insbesondere dem Sandgebläse gegenüber, gelten folgende ökologische Bemerkungen:

1. Der Polsterwuchs der Pflanze und was mit ihm zusammenhängt: imbrikate Belaubung, dichtgedrängte Sprosse, Füllmaterial etc. ist für *Anabasis aretioïdes*, wie schon Brockmann betont, in erster Linie als Schutz und Anpassung gegenüber dem Windsandgebläse aufzufassen und wohl erst in zweiter Linie als ein weiterer xerophytischer Faktor.

2. Inwieweit auch der anatomische Bau der oberirdischen Organe (in Betracht kommen nur die jungen Sprosse) eine Anpassung dem erwähnten Faktor gegenüber bedeutet, darüber vergl. S. 362.

Mit dem Punkt 1 ist zugleich die ökologische Deutung der im III. Kapitel beschriebenen Morphologie der Pflanze gegeben. Die dort noch erwähnten Punkte: 1. Zeitweise Regulation der Temperatur der Pflanze durch zeitweises Feuchthalten derselben; 2. längere Feuchthaltung des Untergrundes der Pflanze direkt unter derselben sind für das Leben der Pflanze kaum von einer erheblichen Bedeutung, jedenfalls nicht Extremen der Lebensverhältnisse gegenüber.

Es deutet so der ganze morphologisch-anatomische Bau einerseits auf das Bestreben, das Wasser zusammenzuhalten und sparsam auszugeben hin, andererseits auf möglichste Festigung und Oberflächenreduktion dem austrocknenden und ein Sandgebläse repräsentierenden Wind gegenüber.

Anhang.

Über phanerogame Polsterpflanzen.

Im Folgenden sollen verschiedene allgemeinere Punkte betr. die Morphologie und Ökologie der Polsterpflanzen zusammenfassend dargestellt werden, wie sie sich mir durch das Studium der betreffenden Literatur und Beobachtungen an Herbar- und alpinem lebenden Material ergeben haben. Diese Ausführungen sollen nur eine zusammenfassende Vorarbeit für den sich weiterhin mit der betreffenden Lebensform beschäftigenden Biologen sein, und eine nähere Kennzeichnung dieser interessanten Lebensform versuchen.

Die Hauptpunkte, auf die im folgenden Wert gelegt wird, sind: Umgrenzung der als Polsterpflanzen im engeren und weiteren Sinne zu bezeichnenden Pflanzen, Definition des Begriffs der Polsterpflanzen und Übersicht und Einteilung der verschiedenen Qualitäten von Polstern, endlich die Hauptpunkte der Morphologie, Hauptmöglichkeiten der ökologischen Deutungen und deren Verschiedenheit an verschiedenen Standorten.

Prof. Schröter und der Verfasser werden demnächst ein Verzeichnis der siphonogamen Polsterpflanzen publizieren, welches auch über den großen Umfang dieser Konvergenzerscheinung Aufschluß geben wird.

1. Kapitel.

Hauptmerkmale der Polsterpflanzen in morphologischer Hinsicht.

Charakterisierung der Mannigfaltigkeit derselben und Versuch einer Klassifikation und Begriffsbestimmung.

Dies sind die Aufgaben dieses ersten allgemeinen Abschnitts. Sie sind insofern eingeschränkt, als es sich nicht um eine ökologische Klassifikation handelt, sondern nur um eine vorwiegend beschreibend-morphologische, um die zukünftige Beschreibung der Polsterpflanzen zu erleichtern und eine rasche Charakterisierung des Polstertypus zu ermöglichen. Diese Einteilung berücksichtigt also nur einzelne, nicht alle wesentlicheren Merkmale der Polsterpflanzen.

Es haben bisher erst Reiche (1893) und Schröter (1908) versucht, eine gewisse Gliederung in die Mannigfaltigkeit der Polsterpflanzen zu bringen. Ersterer insbesondere hat darauf hingewiesen, daß es notwendig ist, begrifflich die Grenzen der Deckenpflanzen (gleich etwa den Flachpolsterpflanzen) festzusetzen gegenüber Grasrasen und den „Horsten“ bei manchen Cyperaceen und Juncaceen. Es ist in der Tat zwar leicht, die typischen und auffallenden Kugelpolsterpflanzen zu charakterisieren und zu um-

schreiben, man kann aber, sobald man versucht ein Verzeichnis von Polsterpflanzen anzulegen, bemerken, daß es eine Reihe von Formen gibt, wo man unschlüssig ist, ob sie zu den Polsterpflanzen zu rechnen seien oder nicht: dieser Begriff muß also feste, bestimmte Merkmale erhalten, damit er sich von anderen Wuchsformbegriffen möglichst scharf unterscheidet. Die Festsetzung dieser Merkmale ist mehr oder weniger willkürlich, doch soll sie im folgenden einigermaßen zu begründen gesucht werden.

Die von uns zur Charakterisierung verwerteten Eigenschaften der Polsterpflanzen sind folgende:

1. Gesamtform,
2. Verzweigung,
3. Bewurzelung,
4. Härte, Festigkeit und Geschlossenheit,
5. Füllmaterial.

Dazu noch die akzessorischen Merkmale S. 404.

1. Gesamtform.

Die Gestalt der Polsterpflanzen ist eine rundliche bis flache und dabei zugleich mehr oder weniger geschlossene, kompakte und kommt zustande dadurch, daß die zusammengedrängten und kurzgliedrigen Zweige alle an der Oberfläche des Polsters in einer mehr oder weniger kugelig, relativ regelmäßig gewölbten Fläche endigen. So entsteht eine Form, die in ihren typischen Vertretern ohne weiteres von jeder andern Lebensform zu unterscheiden ist, und die sich deshalb auch ihre selbständige Stellung in den Systemen der Lebensformen errungen hat (vergl. Raunkiaers und Warmings Systeme). Wieweit darf dabei die Form variieren, wenn die Pflanze eine Polsterpflanze bleiben soll? Erforderlich scheint mir, daß eine gewisse Geschlossenheit der in einer Fläche endigenden Zweige vorhanden sei, so daß gleichsam eine Decke mit lebenden Blättern über dem kompakten Innern aus lebenden Zweigen und toten Resten entsteht; dagegen kommt es auf die Rundung des ganzen nicht so sehr an: Es gibt somit kugelige wie flache und auch unregelmäßig geformte Polster. Ein Flachpolster aber unterscheidet sich von einem flachen Horst, wie er von Gräsern u. dergl. gebildet wird, durch die Form nicht mehr stark, somit müssen hier andere Merkmale beigezogen werden zur Charakterisierung. Es ist das Fehlen einer geschlossenen Decke oder einer darunterliegenden kompakten Masse aus verwitterten Teile der Pflanze oder von beidem, was diese Gebilde von den Polstern trennt.

Bei der Besprechung der Form mag erwähnt sein die Größe der Polster. Diese variiert stark beim Einzelindividuum mit dem Alter, für die Art dagegen ist eine gewisse Maximalgröße charakteristisch; so wird von den alpinen Polstern eine *Androsace helvetica* oder *glacialis* nie so groß wie ein Silenepolster, und diese ihrerseits erreichen nie die Größe gewisser andiner und antarktischer Azorellaarten: *Azorella compacta* (Reiche 1903) bis 1 m hoch und

2 m Durchmesser; *Azorella madreporica* bis 2 m hohe Polster (Goebel); *A. glebaria* Gray (*Bolax glebaria* Comm.) 1,45 m breit bis 1 m hoch (Schenk)[1]), welche wohl zu den größten Polsterpflanzen gehören (auch Schimper erwähnt bis zu 2 m hoch werdende Raoulia- und Azorellaarten). Der Zusammenhang von Alter und Größe der Polster ist genauer meist nicht bestimmt, wohl auch nicht immer bestimmbar (vergl. vorn bez. *Anabasis aretioïdes*), doch werden manche große Polster auf ein Alter von über 100 Jahren wohl mit Recht taxiert.

2. Verzweigung.

Ein Hauptcharakteristikum ist für die Polsterpflanzen die Art der Verzweigung: sie ist dicht, oft sehr dicht, gerade bei den charakteristischen Kugelpolstern. Die häufige Verzweigung ist jedenfalls oft dem Einfluß des Windes zu verdanken, der Vegetationsspitzen abtötet und so Seitenknospen zum Austreiben bringt. Doch ist dies nur ein Faktor, welcher nicht genügt zur Erklärung der Erscheinung, die noch sehr wenig studiert ist (vergl. S. 407 ff.). Reiche machte auch darauf aufmerksam, daß manche Polsterpflanzen endständige Blüten besitzen, so daß das Längenwachstum vieler Zweige beschränkt ist und Seitenzweige schon dadurch zum Austreiben veranlaßt werden. Aber zur Häufigkeit kommt auch die Kürze der Sprosse als Charakteristikum hinzu: so erst entsteht die Dichtigkeit. Was die Wachstumshemmung, die die Ursache der Kürze des Längenzuwachses ist, betrifft, so ist unten gezeigt (S. 87 ff.), daß sie jedenfalls von sehr verschiedenen Faktoren bei den einzelnen Pflanzen bedingt ist.

Die Art der Verzweigung ist für die Polsterpflanzen eines jener Hauptmerkmale, die für eine Einteilung derselben, eine morphologische Klassifikation, gebraucht werden können. Denn die Anordnung der Zweige wie ihre Ausbildung ist für die Form, die zustandekommt, sowohl von Bedeutung, wie besonders für die Festigkeit und Geschlossenheit des Polsterganzen. Indessen können doch die letzteren Eigenschaften bei einem lockerer gebauten Polster durch reichliches Vorhandensein von Füllmaterial einigermaßen ersetzt sein, denn wesentlich am Polster ist doch auch sein geschlossen-polsterförmiger Bau, seine kompakte Gestalt, einerlei, ob nun diese Eigenschaften mehr durch dichte Zweige oder mehr durch ein günstiges Füllmaterial bedingt seien.

Vor allem kommt es darauf an, ob die einzelnen Äste des meist sehr stark reduzierten Stämmchens, das rasch in die Wurzel übergeht, von diesem streng radialstrahlig wie die Radien einer Halbkugel abgehen, oder ob sie mehr oder weniger in beliebiger Weise verlaufen, etwa wie in jedem kleinen knorrigen Strauch, oder endlich zuerst horizontal über den Boden und dann sich auf-

---

[1]) Domin, K., l. c. p. 69 spricht bei Azorellaarten von „im Durchmesser über 6 m (!)“ großen Polstern. Dies wäre die maximale Größe, höhere Angaben oder ähnlich hohe habe ich nie gefunden. Liegt am Ende ein Druckfehler vor?

richtend etc. Radialkugelpolster, radialgebaute Flachpolster kommen im ersteren Fall zustande, in letzterem dagegen, wo vielfach auch die Verzweigung nicht so dicht ist oder das Füllmaterial teilweise fehlt, kommen schopf- oder horstartige Gebilde zustande, resp. rasenähnliche Flächen; Polster, die den Beginn von Übergängen zu anderen niedrig wachsenden, ausdauernden Pflanzen zeigen: zu Zwergsträuchern, Spalieren, Horsten und Rasen. Von diesen allen lassen sich die Polsterpflanzen nur unter Zuhilfenahme noch anderer Merkmale als des Wuchses allein einigermaßen unterscheiden.

3. **Bewurzelung.**

Auch das ist ein wichtiger Punkt für die Morphologie der Polsterpflanzen, leider aber noch wenig bekannt.

Für unsern Zweck handelt es sich hauptsächlich um die oberflächliche Bewurzelung, darum, ob die oberflächlichen, dem Boden anliegenden Äste des Polsters ihrerseits im Boden auch wurzeln, oder ob nur eine gemeinsame alleinige Hauptwurzel oder ein von einem Punkt aus ausgehendes Wurzelbündel vorhanden sei. Diese Frage ist für die Einheit des Polsters von Bedeutung, da im ersteren Fall die Möglichkeit vorhanden ist, daß die Hauptwurzel verloren geht und das Polster in eine Anzahl mehr oder weniger selbständige Teile, Tochterindividuen zerfällt. Da nun aber die Eigentümlichkeit der Polsterpflanzen darauf beruht, daß der Wuchs einer Pflanze ein Polster bilde, nicht bloß eine Anhäufung von zahlreichen niedrigen Individuen, so stellt ein mit seinen Ästen wurzelndes Polster ein Polster niedrigerer Ordnung dar, das sich weiter vom Typus entfernt als ein anderes, dessen Äste nicht wurzeln.

Mit der Bewurzelung hängt also die Geschlossenheit des Individuums zusammen, und da diese für eigentliche Polster notwendig ist, also auch die Qualität des Polsters (beurteilt vom morphologischen Idealtypus, dem Radialkugelpolster [resp. Radialpolster] aus). Mit der Geschlossenheit parallel geht aber auch vielfach die Wirksamkeit der dem Polsterwuchs eigenen ökologischen Vorteile (siehe unten). Freilich nicht in allen Fällen muß mit der Bewurzelung der Seitenäste auch eine Lockerung des Polsters Hand in Hand gehen, sehr oft ist das aber der Fall. Als Beispiele können namentlich solche Pflanzen gelten, welche an den einen Standorten als Polster-, an anderen aber als lose und locker gebaute Schuttpflanzen auftreten („fakultative Polster").

Die ökologische Bedeutung der Art der Bewurzelung ist natürlich auch sehr groß, doch liegt dies darzustellen nicht im Plan dieser Arbeit, bemerkt sei nur, daß eine mit den übrigen Eigenschaften der Polster zusammenhängende Art der Bewurzelung bei vielen Polsterpflanzen charakteristisch ist: die der Ausbildung kleiner Saugwurzeln, die aus den Ästen entspringend ins Innere des Polsters eindringen und das Füllmaterial durchsetzen. Diese Würzelchen sind wiederholt konstatiert worden bei *Azorella Selago* (von Ternetz), bei *Androsace helvetica* und *Saxifraga caesia* (von Öttli), bei *Raoulia* (von Cockayne), auch bei *Eritrichium nanum*,

Androsace glacialis usw., und wären wohl noch verschiedentlich zu finden. Diese Würzelchen sind bei der morphologischen Klassifikation nicht berücksichtigt, ob sie fehlen oder vorhanden sind, ist nur allenfalls von ökologischer Bedeutung, dagegen für die Gestaltung des Habitus der Pflanze spielen sie keine Rolle.

4. Eine gewisse Härte, Festigkeit und Geschlossenheit

gehört mit zu den charakteristischen Merkmalen einer Polsterpflanze, so variabel auch diese Eigenschaften sein können. Das Maximum an Härte dürften gewisse andine Azorellapolster erreichen (z. B. *A. madreporica)*, von denen Reiche (1893, p. 310) berichtet, daß eine aus unmittelbarer Nähe abgeschossene Revolverkugel wirkungslos abprallt an ihnen, oder *Oxalis compacta-* und *bryoides*-Polster, die mit Hammerschlägen zertrümmert werden müssen. — Manche Polster sind sehr fest gebaut, aber nicht gerade hart, dann nämlich, wenn zwar der Wuchs kompakt ist, aber das Füllmaterial und die Pflanze selbst weich sind. (Hierher die alpinen Polster mit Ausnahme etwa der *Saxifraga caesia*, die recht hart sein kann.)

Folgende Faktoren bedingen Härte und Festigkeit der Polster (meist sind nicht alle an ein und demselben Polster beteiligt).

1. Die sehr reiche Verzweigung, die Überproduktion an Zweigen, die einen sehr dichten kompakten Wuchs zustande kommen läßt (z. B. bei *Anabasis aretioïdes*).

2. Das gegenseitige Ineinandergreifen der Blattsäulchen besonders bei den imbrikatlaubigen Polstern (vergl. S. 339 über *Anabasis aretioïdes,* die ein vorzügliches Beispiel darstellt).

3. Die Härte der Pflanze selbst, harte Epidermen, sklerenchymreiche Blätter und Sprosse usw. — Auch ohne diesen Faktor kann doch eine große Härte zustandekommen, wenn die weichen und unverholzten Blätter und Zweige durch

4. Harz verbunden sind, wie dies bei einigen Polsterpflanzen der Fall ist, so z. B. bei *Azorella madreporica* (nach Goebel) und bei *Azorella compacta* (Reiche).

5. spielt eine erhebliche Rolle oft noch das Füllmaterial.

5. Das Füllmaterial.

Seiner Art nach kann das Füllmaterial organischer oder anorganischer Art sein, von der Pflanze selbst abstammen oder auf irgend eine Weise in sie hineingekommen sein. Der Herkunft nach könnte man also unterscheiden: 1) organische Reste der Pflanze selbst: alte Blätter und alte Zweige mehr oder weniger vermodert, Humus liefernd, und 2) anorganische Materialien, die von außen gekommen sind und zwar a) durch den Wind ins Polster geblasene, oder b) durch Schuttfälle, Erdrutschungen, Schmelz- und Regenwasserströme u. dergl. ins Polster gelangte; erstere sind feinkörniger, sandiger Art, letztere oft grobkörnig, größere Steine enthaltend. Beispiele sind leicht zu geben,

sie zeigen, daß die verschiedenen Arten der Füllmaterialien kombiniert sein können in einem Polster, oder daß bald die eine, bald die andere vorwiegt.

Anabasis aretioïdes: Sand (von außen, durch Wind) in großer Menge, alte Blätter und Stengelteile, die nicht mehr leben, sonden nur noch als Füllmaterial dienen. Keine Humusbildung.

Silene acaulis: Dichter Humus mit allen Verwitterungsstadien von Blättern und deren Resten (Stacheln von Hauptnerven des Blattes gebildet), aber (an günstigen Standorten) keinerlei von außen hineingetragenes Material.

Androsace helvetica: Verwitterte Blätter- und Humusbildung; dazu feiner Flugsand von den Kalkfelsen durch den Wind zusammengeblasen; ferner Steine und größere Erdpartikel, 1—2 cm groß, von Schuttfällen herrührend, dicht umwachsen.

Eritrichium nanum, Androsace glacialis neben humösem Material auch Erde, Steinchen von allen Größen, die durch Schmelz- und Regenwasser oder auch durch Erdrutschungen in das Innere der nicht Felsspalten wie *Androsace helvetica* bewohnenden, sondern Schuttbänder, Felsstufen usw. besiedelnden Pflanze. (Bei diesen das unorganische Füllmaterial oft ziemlich erheblich überwiegend über Blatt- und Stengelreste.)

So herrscht eine große Variabilität in Art, Herkunft und Menge des Füllmaterials bei den verschiedenen Polsterpflanzen, was deren Individualität charakterisieren und, von deren Standorten abhängend, diese mehr oder weniger erraten läßt (vergl. auch die Tabelle S. 401).

Das Füllmaterial in seiner Gesamtheit verbunden mit den lebenden Teilen des Polsters bildet dem Wasser gegenüber eine Art Schwamm, wobei in dieser Schwammwirkung das organische und das anorganische Material ganz verschieden beteiligt sein kann, ohne daß sich von vornherein sagen ließe, welches wertvoller sei für die Pflanze (vergl. oben S. 342).

Erwähnt werden mag, daß bei den Polstern arktischer und antarktischer Gegenden oder in Gebirgen auch das festgesaugte und gefrorene Wasser zeitweise als Füllmaterial besonders für die Festigung in Betracht kommt, was winterlichen Schneestürmen gegenüber für exponierte Felspflanzen wohl von Bedeutung ist.

Die An- oder Abwesenheit von Füllmaterial kann auch entscheiden darüber, ob ein bestimmtes Individuum einer sonst stets als Polster vorkommenden Art einmal nicht als solches auftritt. Bei lockerer gebauten Polstern entscheidet ja, wie gesagt, nur noch das Vorhandensein von Füllmaterial darüber, ob die für ein Polster nötige Kompaktheit zustande kommen kann oder nicht. Ich habe besonders Saxifragapolster in den Alpen beobachtet, die ausnahmsweise an wind- und erdrutschgesicherten Orten wachsend, ihr Füllmaterial nicht bekommen konnten. Sie stellten dann einfach einen lockeren Schopf dar. Ökologisch betrachtet haben sie die Kompaktheit an diesen geschützten Orten auch nicht nötig. Ähnliche Verhältnisse sind unten noch zu erwähnen.

Erwähnt sei auch noch die Beteiligung der Bodenfauna an der Modifizierung des Füllmaterials, wie dies besonders von Öttli (II. Kap. § 1. A. 2) hervorgehoben wurde. Nähere Studien liegen noch nicht vor.

Es fragt sich nunmehr, welche polsterartigen Gebilde wir zu den Polsterpflanzen rechnen wollen, resp. welche von den jetzt besprochenen Merkmalen als notwendig gelten sollen für die Aufnahme einer Pflanze unter die Polsterpflanzen. Damit ist nun freilich eine doppelte Möglichkeit gegeben: diese Merkmale können rein morphologisch gewählt werden, oder sie können zugleich mit Rücksicht auf die Ökologie bestimmt werden. Ich möchte den folgenden Weg einschlagen, der durch die gegenwärtigen Kenntnisse und die Zwecke der Einteilung sich empfehlen dürfte: Ökologische Gesichtspunkte werden mit berücksichtigt bei einer im übrigen morphologischen Betrachtungsweise. (Solche doppelte Betrachtungsweise begründet ja auch die übrigen Lebensformen der Pflanzen vielfach.)

Hierzu kommt nun noch eine Überlegung: Die schönsten Polster, die den Typus dieser Lebensform darstellen, sind ohne Zweifel die Radial-Kugelpolster. Von diesen aus gibt es nun aber eine ganz allmählige Abstufung zu andern Formen, die auch noch als Polsterpflanzen bezeichnet werden können. Somit darf zum Beispiel das Merkmal der Radialstrahligkeit der Äste, das den Kugelwuchs jener ausgezeichneten Polster bedingt, nicht als ausschlaggebend aufgenommen werden, da sonst eine zu enge Definition entstünde. Dieses Merkmal begründet also nur eine spezielle Abteilung der Polster. Ähnlich ist es auch mit andern: Wir sehen die Hauptmerkmale, die oben eingehender besprochen wurden, nochmals durch und merken die für alle Polsterpflanzen notwendigen Punkte an, um dann eine Definition zu versuchen.

1. Form und Gestalt: Kugelig resp. halbkugelig oder flach bis deckenförmig. Im Wuchs ist also ziemliche Variation gestattet.

2. Verzweigung: Größere Variation ist gestattet, doch muß, wenn nicht die Zweige an sich sehr dicht und kompakt gestellt sind, Füllmaterial vorhanden sein.

3. Bewurzelung: Solange die Einheit des Individuums gewahrt bleibt, ist beliebige Bewurzelung möglich.

4. Härte, Festigkeit und Geschlossenheit: Die beiden letzten Punkte sind unbedingt als Merkmale zu fordern, sie können aber zustande kommen durch verschiedene Mittel (dichte Zweigbildung oder Füllmaterial oder beides).

5. Füllmaterial: ist nicht absolut notwendig, wenn Kompaktheit sonst zustande kommt.

Auf jeden Fall ist ausgeschlossen bei einem Polster im engern Sinn, wie wir den Begriff umgrenzen wollen, Eindringen von Licht ganz ins Innere und leichtes Durchstreifen des Windes, der ein Umspülen der einzelnen Blätter und Stengel mit frischer Luft bewirken würde, was wiederum das Auftreten von assimilierenden Organen im Innern der Polster ermöglichen würde. Im eigentlichen Polster ist das ausgeschlossen, und es

kommt durch die Kompaktheit des Wuchses oder durch Füllmaterial eine gewisse Geschlossenheit der Pflanze zustande, die das Wesentliche an ihr ist, weil sie deren Ökologie hauptsächlich bestimmt. Und diese Ökologie ist von der eines Strauchs, mag er noch so schön gerundet sein, vollkommen verschieden (gegenüber Licht, Wind, Wasser usw.). Eine Reihe von Pflanzen also, die nur durch kugeligen Wuchs ausgezeichnet, im übrigen aber locker beastet und nicht mit Füllmaterial versehen sind, rechnen wir nicht zu den Polsterpflanzen im engeren Sinn, sondern trennen sie als Luftkugelpolster oder Kugelsträucher von jenen ab. Beispiele und Übergänge zu den gewöhnlichen Sträuchern und Zwergsträuchern sind nicht selten; es seien nur zur Illustrierung einige genannt: Astragalusarten (z. B. *A. Poterium* Vahl), Acantholimonpolster (z. B. *abatavicum* Bge), *Teucrium subspinosum;* Euphorbia„polster“: (das sind polsterähnliche Gebilde von Stammsukkulenten-Sträuchern gebildet) *E. hystrix, esculenta, multiceps* (Südafrika nach Marloth), *Bupleurum spinosum* usw. Übergänge zu den eigentlichen Polstern, besonders zu den Schopfpolstern sind nicht selten, indem nämlich der Wuchs allmählig so dicht wird, daß zuerst kein Licht mehr eindringt und innere Blätter zugrunde gehen, dann auch dem Wind der Zutritt erschwert wird.

Durch starke Windwirkung können Kleinsträucher vollkommen polsterartige Kronen erhalten (siehe Abbildung von *Empetrum rubrum* bei Birger (06). p. 288). „Auf windgepeitschten Fjelden auf Inseln und Kaps der Außenküste Westgrönlands nehmen sehr viele Arten Polsterwuchs an und es fällt dann oft schwer, eine Grenze zwischen Spalier- und Polsterwuchs zu ziehen, so z. B. bei *Loiseleuria procumbens, Potentilla Vahliana, Cerastium alpinum, Dryas integrifolia, Empetrum nigrum, Cassiope tetragona,* ja selbst bei *Rhododendron lapponicum*“ (Prof. Rikli, schriftl. Mitteilung).

Wir haben damit freilich für die Begrenzung der Polsterpflanzen im engeren Sinn, auch ökologische Gesichtspunkte beigezogen, aber es ist dies unbedingt notwendig, wenn wir eine Lebensform und nicht bloß einfach eine morphologische Form, die durch alle möglichen Zufälligkeiten entsteht, charakterisieren wollen. Müssen wir doch runde Formen, die durch Tierfraß entstehen, ebenso ausschließen, obschon auch ihnen Polsterform eigen ist! Durch diese Begrenzung erlangen wir aber eine bestimmte Gruppe von Polsterpflanzen in einem engeren Sinn, die einen ökologischen Wert hat, der wenigstens teilweise bei allen derselbe sein kann: Wir fassen die Lebensform schlechthin als xerophytisch angepaßt auf.[1]) Im einzelnen dürften sich ja einer genaueren Untersuchung Differenzen in der Ökologie ergeben, wie das im 3. Kapitel an verschiedenen Stellen angedeutet ist, im großen und ganzen aber ist Einheitlichkeit vorhanden. Diese gibt auch wenigstens die Möglichkeit, daß die angenommene ökologische Konvergenz, neben der physiologischen vorhanden sei (vergl. darüber unten S. 410 f.).

---

[1]) Über die Berechtigung dieses Vorgehens vergl. Einleitung zu Kap. 3 des Anhangs.

Bevor wir nunmehr auf Grund unserer Merkmale und deren Variation eine Einteilung der Polsterpflanzen im engeren und weiteren Sinn versuchen, wollen wir eine Definition der ersteren geben und können dies etwa so tun:

Polsterpflanzen im engeren Sinne sind perennierende, krautige oder verholzende, meist immergrüne Chamaephyten von kugeligem, halbkugeligem oder flach-deckenförmigem, kompaktem Wuchs.

Die Zweige sind zahlreich, kurzgliedrig, bis weit herab dicht von kleinen, mehr oder weniger unbeweglichen, sitzenden, in mannigfaltiger Weise verwitternden Blättern bedeckt; sie endigen in einer Fläche und sind entweder dicht aneinandergepreßt oder bei lockerer Stellung durch Füllmaterial verbunden. So entsteht eine gewisse Festigkeit, Kompaktheit und Geschlossenheit des ganzen Individuums, das aus einer lebenden Decke über einer selbstgebildeten, verwitternden Füllmasse mit Schwammwirkung besteht; gegenüber den Faktoren der Außenwelt zeigen die Polsterpflanzen eine einheitliche Ökologie.

In Warmings (09) System der Lebensformen gehören die Polsterpflanzen zu den pollakanthen autonomen Landpflanzen mit gestreckten langlebigen Sprossen. — Raunkiaer stellt sie als Untergruppe zu seinen „Chamaephyten", Pflanzen mit erdnahen Knospen (allerdings oft mehr als 30 cm hoch). — Phylogenetisch stellen sie meist abgeleitete Formen dar, wohl durch mannigfache Reduktion und Hemmung entstanden.

In unserer Definition ist noch ein Punkt enthalten, der nachträglicher Erläuterung bedarf. Es ist von dem Individuum die Rede. Die hier in Betracht kommenden Polster sind also aus einem Individuum gebildet. Nun gibt es freilich auch vegetative Bildungen in der Natur, wo eine Art „Polster" aus zahlreichen Individuen gebildet wird, aber es handelt sich dann offenbar nicht mehr um eine Lebensform oder um eine charakteristische Wuchsform einer Pflanze, sondern um eine Form der Vergesellschaftung, also um etwas wesentlich anderes, wenn auch die ökologischen Resultate dieser Vergesellschaftung denen der Polsterpflanzen recht ähnlich sein können. Ich möchte für diese Polsterbildungen den Namen Gesellschaftspolster vorschlagen, ohne sie weiterhin in die Betrachtung hineinziehen zu wollen, nur einige Beispiele seien genannt. Vergl. bez. heterogener Formen: Rikli, 1909, p. 165ff. mit speziellen Angaben. Als homogene Beispiele seien genannt neben Moosen und Gramineen, die besonders dazu neigen: rosettenbildende Pflanzen, die zahlreiche Tochterrosetten neben sich erzeugen: *Saxifraga Aizoon*, Androsacearten gelegentlich, *Sempervivum arachnoideum* (Phot. bei Schröter, p. 597!), sowie überhaupt Rasenbildner zum größeren Teil. Eine Ökologie der Polsterpflanzen müßte sie näher berücksichtigen. Es dürften unterschieden werden homogene und heterogene solche Polster, je nachdem sie aus einer oder mehreren Spezies zusammen gesetzt sind.

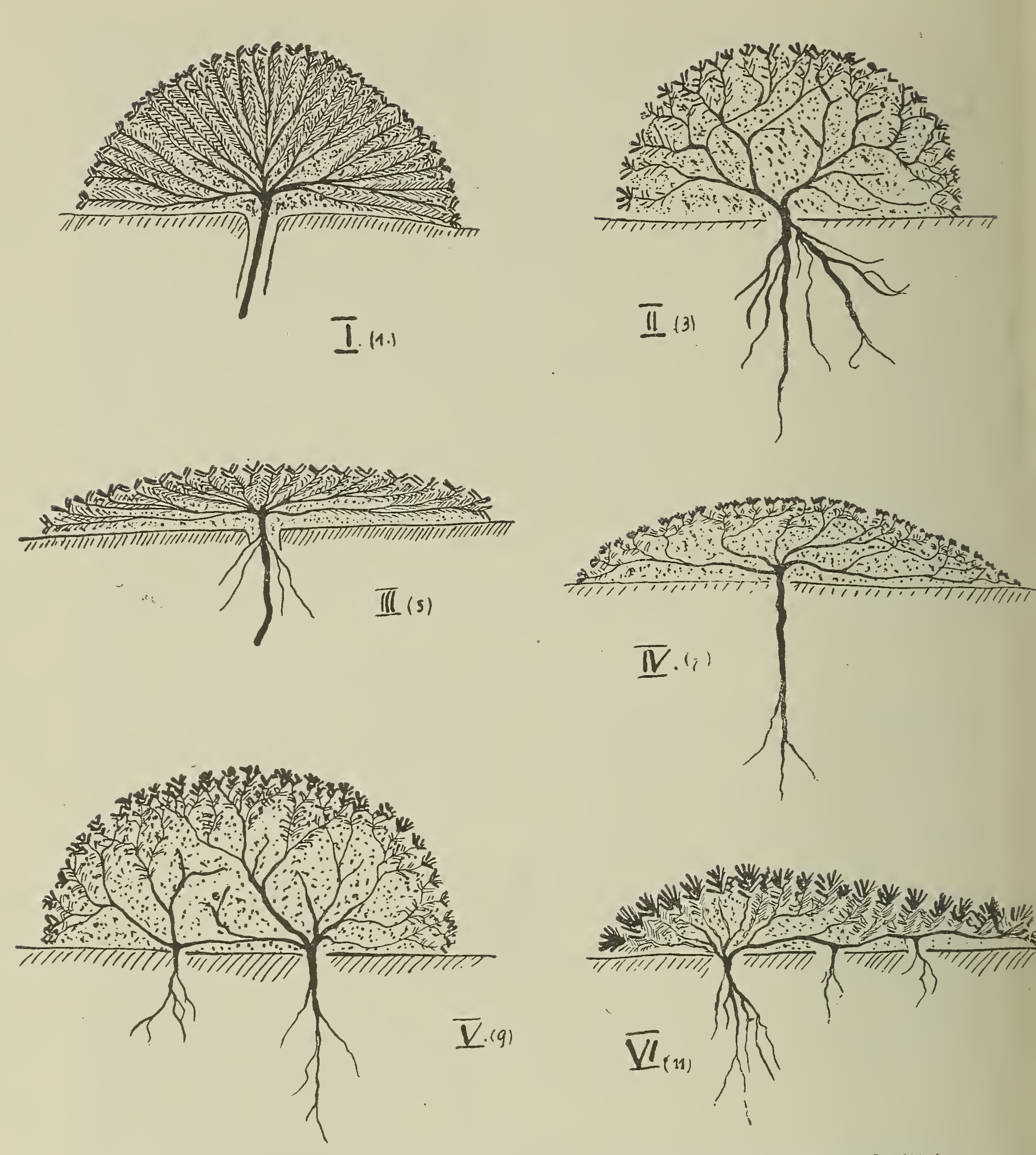


Fig. 14—19. Schemata der verschiedenen Polsterformen (Längsschnitte).

Erklärung der schematischen Figuren (I—VI).

I. Imbrikatlaubiges Radialvollkugelpolster (Form I der Tabelle) nach Schröter (p. 570, Fig. 226); ohne Füllmaterial mit dichteren Zweigen: Radialkugelpolster (Form 2 der Tab.). Beispiele für das Schema: *Androsace helvetica, Saxifraga caesia.*

II. Vollschopfpolster (Form 3 der Tabelle; ohne Füllmaterial Form 4). Beispiele: *Eritrichium nanum. Alsine sedoides,* div. *Saxifraga spez.*

III. Radialvollflachpolster (imbrikat belaubt, Form 5 resp. 6 der Tabelle). Beispiel: *Silene acaulis* (bes. jung).

IV. Vollflachschopfpolster (Form 7 resp. 8 der Tabelle). Beispiele: Silenepolster (im Alter), flache Exemplare von *Eritrichium, Saxifraga spez.*

V. Vollhorstkugelpolster (Form 9 resp. 10 der Tabelle). Beispiel: *Androsace alpina.*

VI. Vollhorstflachpolster (Form 11 und 12 der Tabelle). Beispiel: *Carex firma* (jung).

Bei der Beblätterung sind lebende und tote Blätter dadurch unterschieden, daß erstere kräftiger und dicker angedeutet sind, letztere nur durch feinere Striche.

Die Bewurzelung ist im Anschluß an das Beispiel, das bei der Schematisierung im Auge gehalten wurde, gezeichnet, kann aber im Einzelnen auch wechseln. Charakteristisch für den Typus ist nur, ob eine oder mehrere Pfahlwurzeln resp. Faserwurzelbündel ausgebildet sind.

Es sind stets die mit Füllmaterial versehenen Formen zur Zeichnung gewählt. (Als Beispiele sind alpine, mir in größerer Menge zur Verfügung stehende Pflanzen gewählt.)

I. Die „Polster“ sind gebildet aus einer größeren Zahl von Individuen durch deren Anhäufung, nicht durch deren Wuchs (**Gesellschaftspolster**) (vergl. S. 79) . . 2 Arten
- 1. Verschiedene Spezies bilden das Polster . . **heterogene Gesellschaftspolster**
- 2. Nur Individuen einer Art bilden das Polster . **homogene Gesellschaftspolster**

} in dieser Darstellung nicht näher besproch.

II. Die „Polster sind gebildet von einem Individuum durch dessen Wuchs . . . Individualpolster: **Polsterpflanzen** (im eigentl. Sinn).
2 Hauptarten: 1) Luft und Licht ein- und durchlassende, locker gebaute, nur in der Form an kugelige Polsterpflanzen erinnernde Gebilde, von keinem Füllmaterial, sondern mit Luft erfüllt und nicht kompakt . . . . } **Kugelsträucher** oder **Luftkugelpolster** mit allen Übergängen zu Sträuchern und Stauden.

2) Mehr oder weniger kompakte Polsterpflanzen, kompakt durch dichten Wuchs oder durch vorhandenes Füllmaterial. Gestalt im übrigen ziemlich variabel. Die spezielle Einteilung dieser Gruppe, die als **Polsterpflanzen in engerem Sinn** bezeichnet werden, gründet sich in erster Linie auf die Bewurzelung, dann 2) auf die Wuchsform, 3) auf die Verzweigung und endlich 4) auf das Füllmaterial.

a. Einfach wurzelnde Polsterpflanzen (I. Art) morphologisch und physiologisch eine Einheit bildend und nie zerfallend in mehrere Individuen

- *A.* Form + ganz bis halbkugelig, nicht flach. (Kugelpolster I. Art).
  - *α*) Triebe wenigstens in nicht zu alten Stadien kugelradienförmig angeordnet und in großer Zahl vorhanden (bes. bei *ββ*); bez. Füllmaterial 2 Gruppen
    - *αα*) mit Füllmat. 1. **Radialvollkugelpolster**
    - *ββ*) ohne Füllmat. 2. **Radialkugelpolster**
    - } I
  - *β*) Triebe unregelmäßig, oft auf kleinere Distanz sich ausbreitend und erst dann sich aufrichtend; bez. Füllmaterial 2 Gruppen
    - *αα*) mit F. meist in großer Menge 3. **Vollschopfpolster**
    - *ββ*) ohne F., dafür sehr komp. Verzw. 4. **Schopfpolster**
    - } II

  Von hier aus durch Locker- und ungleich Langwerden der Sprosse alle Übergänge zu den Sträuchern, Schöpfen und Stauden.

- *B.* Form vorwiegend flach bis deckenförmig (Flachpolster I. Art).
  - *α*) Nach Typus *Aα* gebaut, aber flach in der Gestalt; bez. Füllmaterial 2 Gruppen
    - mit F. 5. **Radialvollflachpolster**
    - ohne F., aber dichtgewachs. 6. **Radialflachpolster**
    - } III
  - *β*) Nach Typus *Aβ* gebaut, aber flach; bez. Füllmaterial 2 Gruppen
    - mit F. 7. **Vollflachschopfpolster**
    - ohne F. 8. **Flachschopfpolster**
    - } IV

  Von hier aus durch Mangel an Füllmaterial und lockeren Wuchs alle Übergänge zu Zwergsträuchern und Spalieren.

b. Vielfach reichlich an den Ästen wurzelnde Polsterpfl. II. Art, die leicht zerfallen in unabh. Teile (Übergang zu d. homogenen Gesellschaftspolstern

- *A.* wie oben (Kugelpolster II. Art)
  - Triebe zusammengehalten und die Form kugelig. Radialstrahligkeit im Bau kommt nicht vor; wohl aber mit Bezug auf Füllmaterial 2 Gruppen
    - mit F. 9. **Vollhorstkugelpolster**
    - ohne F. 10. **Horstkugelpolster**
    - } V

  Alle Übergänge bes. durch Auswachsen und Lockern der Zweige zu den Horsten.

- *B.* wie oben (Flachpolster II. Art)
  - Triebe ausgebreitet und die Form flach. Radialstrahligkeit kommt nicht vor, wohl aber 2 Untergruppen mit Bezug auf das Füllmaterial
    - mit F. 11. Vollflachpolster oder **Vollhorstflachpolster**
    - ohne F. 12. Flachpolster **Flachhorstpolster.**
    - } VI

  Alle Übergänge durch Lockerung des Wuchses und Aufgabe der Form zu Rasen, Schuttpflanzen usw.

Gerade an dieser Stelle mag nun auch noch ein weiterer Begriff eingeführt werden, der des Polstergastes oder Polster-Epiphyten. Man findet nämlich sehr oft auf den Polstern verschiedenster Art Pflanzen, die auf denselben leben, ohne einen so wesentlichen Bestandteil des Polsters zu bilden, daß von einem Gesellschaftspolster gesprochen werden müßte, vielmehr ist der Polsterhabitus durchaus nur der einen Polsterpflanze zu verdanken, auf der die anderen Pflanzen leben. Es handelt sich dabei meist nicht um Parasitismus oder Saprophytismus, allerdings auch nicht um eine Symbiose, denn das Polster hat keinen Nutzen von der Sache. Vielmehr ist es einseitig der Gast, der einen geschützten, feuchten Standort gewinnt auf diese Weise, eine Art Epiphytismus. Beispiele für solche Polstergäste trifft man in der Literatur nicht selten.[1]) Bei *Anabasis aretioïdes* habe ich sie nie beobachtet, wohl aber an alpinen Polstern, besonders an *Silene* (also Pflanzen mit humösem Füllmaterial).

Wichtig ist ferner noch der Umstand, daß einzelne Polsterpflanzen zwar stets und normaler Weise nur in Polsterform vorkommen, manche andere aber nur „fakultative" Polsterpflanzen darstellen, die nur in gewissen Fällen und unter bestimmten Bedingungen als Polster vorkommen. Vergleicht man aber die Formen aller verschiedenen Standorte einer solchen Pflanze, so findet man, daß die Polsterform nur ein Typus ist, den sie ausbilden kann, daß sie aber vielleicht zugleich eine ausgebreitete Schuttpflanze sein kann; als Beispiel könnte man verschiedene Saxifragen nennen, von denen als bestes Beispiel *Saxifraga caesia* verzeichnet sein soll, da sie einerseits ganz radial-kugelartige Polster bilden kann — so in Felsspalten und schmalen horizontalen Felsschuttbändern ohne Bewegung, vergesellschaftet hier mit der nur polsterig auftretenden *Androsace helvetica* Gaudin — anderseits aber auch als kriechende Schuttpflanze lang ausgreifende Zweige bildet und durchaus nicht mehr einer Polsterpflanze gleichsieht — so auf beweglichen Schutthalden neben den Felsen, auf denen sie Kugelpolster bildet.[2]) Dem gegenüber muß aber doch betont werden, daß es viele „obligatorische" Polsterpflanzen gibt, die, vielleicht etwas mehr oder weniger kompakt, sich doch stets in den Grenzen der Polsterform halten mit ihren Variationen.

Ebenso kann ein und dieselbe Polsterpflanze in verschiedenen speziellen Polsterformen ausgebildet werden. Das Schema auf S. 401 soll deshalb in seinen 12 Formen nicht eine Tabelle sein, wo man jede Spezies nur in ein bestimmtes Fach einreihen kann, sondern man soll zum Beispiel, nach ihr eine Pflanze charakterisierend, sagen:

---

[1]) Vergl. namentlich Schenk (05); Birger (06); Cockayne (11. p. 121); letzterer fand bis 7 verschiedene Arten auf demselben Polster von *Raoulia Haastii*, das allmählich unter dem Einfluß der Polstergäste in Humus zerfällt und so als Pionier der Vegetation auf Flußkies wirkt.

[2]) Sogar so typische Polsterpflanzen wie *Azorella Selago* der Kerguelen verlieren unter gewissen Bedingungen ihre Polsterform: in seichten Bächen fand sie Schimper zu flachen, lockeren Scheiben umgebildet! (Schenk, 05. p. 47.)

Saxifraga caesia bildet besonders die Formen 1, 3, 7 und Übergänge zu den Schuttpflanzen;

oder:

Anabasis aretioïdes bildet nur die Form 1, höchstens im Alter in die Form 3 übergehend;

oder:

Silene acaulis bildet sehr selten die Form 3; öfter aber die Formen 9 und 11, die letztere am meisten.

Was die Namen der einzelnen Polsterformen betrifft, so sind dieselben in Anlehnung an die bisherigen Versuche der Charakterisierung verschiedener Polstertypen gegeben, insbesondere im Anschluß an Schröter (l. c. p. 569 ff), der bereits von „Vollkugelpolstern", „Kugelpolstern" und „Flachpolstern" spricht. Es kommt meinerseits nur noch die schärfere Unterscheidung von „Voll"-Polstern, d. h. mit Füllmaterial versehenen und von Polstern ohne Füllmaterial hinzu, sowie die Unterscheidung von Radial-, Schopf- und Horstpolstern, je nach Verzweigungsbau und Bewurzelung. Diese letztere Unterscheidung ist in Anlehnung an Heß gemacht. Was unter Radialverzweigung zu verstehen ist, ist ohne weiteres klar, zwischen Schopf und Horst ist der Unterschied der, daß Schopftriebe, auch wenn sie mehr oder weniger ausgebreitet sind, nicht wurzeln, wohl aber die Horsttriebe, diese bilden also schon eine Art Übergang von den Schopftrieben zu den Rasentrieben. Immerhin habe ich den Begriff des Horsttriebes nicht so eng gefaßt wie Heß (l. c.) es tut, er umfaßt auch die Rasentriebe der Pflanzen, die doch durch die Dichtigkeit des Wuchses ein „Polster" entstehen lassen. Es ist für mich eben nur wichtig, daß diese Triebe wurzeln, im Gegensatz zu den Schopftrieben.

Speziellere Untergruppen nach der Art des Füllmaterials oder den noch zu erwähnenden akzessorischen Merkmale können in dieser Tabelle beliebige gemacht werden. Ich verfüge noch nicht über genügende Kenntnisse, um sagen zu können, ob und wie gut das sich praktisch machen läßt. Jedenfalls kann man sagen, daß z. B. imbrikate Belaubung vorwiegend bei Radialpolstern verschiedener Arten vorkommt, dann überhaupt bei Polsterpflanzen relativ häufig ist, sich also kaum gut eignet für die Klassifikation. Ob sich allgemein gültigere und zugleich morphologisch oder ökologisch wertvollere Bestimmungen ergeben, mußte also die weitere Untersuchung eines reichhaltigen Materials lehren.

Was die Gruppen 1—12, die zwölf verschiedenen Formen anbetrifft, so stellen diese eine Art Skala der Qualität des Polsterwuchses dar, wenn man wenigstens den Kugeltypus (ob Halb- oder Ganzkugel ist lediglich zufällig, stets kommen neben allfälligen Exemplaren letzterer solche ersterer Art vor) als den Idealtypus und Gipfel annimmt. Die morphologische Betrachtung gestattet das, kaum aber allgemein die ökologische (da für manche Pflanzen eine mehr flache dem Boden anliegende Form mindestens dieselben Vorteile hat wie eine kugelige). Denn die Einheit und Geschlossenheit, Kompaktheit und Festigkeit, der gegen-

seitige Schluß der beblätterten Zweige usw. ist beim Kugeltypus und seinen verwandten Formen unter a am besten gewahrt, während bei den Polstern unter b, No. 9—12, immer weniger von einer geschlossenen Form und einem einzigen Individuum die Rede sein kann. Immerhin gibt es auch schon von den typischen Polstern Übergänge zu verwandten morphologischen Pflanzenformen.

Es sind in der Tabelle also unterschieden: Zwei Hauptformen: Kugel- und Flachpolster nach der Form; drei Typen des Baues: Radial-, Schopf-, Horstpolster nach der Art der Verzweigung und Bewurzelung; zwei Formen der Festigung: mit und ohne Füllmaterial. Die Kombination dieser sieben Gesichtspunkte ergibt eine Reihe von Polsterarten, deren wesentliche oben ausgewählt und möglichst einfach benannt sind. —

Neben den bisher berücksichtigten Merkmalen, denen wir eine größere Rolle in unserm Zusammenhang zuweisen mußten, gibt es nun aber noch eine Reihe akzessorischer. Diese sollen jetzt auch noch kurz berücksichtigt werden. Sie sind zwar nicht allgemein vertreten bei den Polsterpflanzen, aber doch oft und in vielen charakteristischen Variationen vorkommend und spielen für die spezielle Ökologie der Pflanze gelegentlich eine Rolle.

Diese noch zu betrachtenden Punkte sind: Art der Beblätterung, Art der Erhaltung der Beblätterung resp. der Blattreste. Bau der Blätter überhaupt in morphologischer und anatomischer Hinsicht. Knospenbau.

Was den Bau der Blätter anbetrifft, so sind es besonders die Behaarung und der anatomische Bau, die in Betracht kommen. In wieweit im anatomischen Bau dieselben Typen sich unterscheiden oder eine Konvergenz sich nachweisen ließe, wäre nur durch eine spezielle Untersuchung festzustellen, die Literatur enthält zu wenig Angaben darüber. Immerhin verweise ich auf den schon von Diels erwähnten Punkt der Verlegung des mechanischen Gewebes ins Blatt (Seite 361). Es wäre namentlich von Interesse, zu wissen, ob und inwieweit es sich im Blatt aller Polsterpflanzen um progressive Paravarianten handelt (Detto), was für die allgemeine Auffassung des Polsterwuchses als xerophytische Anpassung sehr sprechen würde. Was die Behaarung anbetrifft, so hat schon Diels zwei Typen unterschieden: Azorellatypus mit kahlen und Aretiatypus mit behaarten Blättern (letzterer nach *Androsace* [*Aretia*] *helvetica*). Aber gerade unsere *Anabasis aretioïdes* zeigt, daß es eben auch hier Mittelformen gibt, die zu keinem Typus passen. Ob der eine oder andere Typus in bestimmten Verhältnissen vorgezogen wird, läßt sich mit Sicherheit ohne eingehende Untersuchung nicht sagen.

Das Ausmaß der Blätter ist stets relativ gering, sie sind meist schmal länglich oder breit schuppenförmig, so daß sie sich leicht dicht zusammenschließen oder an den Stengel anlegen können. Dies ist durchaus ein allgemein gültiges Merkmal und für alle Polsterpflanzen zu fordern, kommt aber auch bei andern Lebensformen vor.

Was die Blattanordnung anbetrifft, so zeigen manche, besonders gut gebaute Radialkugelpolster eine besonders dichte und enganliegende Beblätterung, die Diels als imbrikatlaubige bezeichnet hat.[1]) Ist die Beblätterung lockerer, so kann sie ganz verschiedenartig sein, gegenständig, wechselständig, spiralig usw., ohne etwas besonderes zu zeigen. Imbrikatlaubige Beblätterung haben beispielsweise folgende Polsterpflanzen: Androsacearten (*helvetica, imbricata* u. a.), zahlreiche Azorellaarten, ebenso Raoulia- und Haastiaarten, *Anabasis aretioïdes,* sehr viele Saxifragaarten, *Colobanthus Lechleri,* Arenariaarten, *Thylacospermum rupifragum,* Pycnophyllumarten u. a.

Besondere Typen von Polstern auf Grund der Beblätterung aufzustellen, wäre des Versuchs wert, Diels hat dann den Grund gelegt.[2])

Ob die Blätter sommergrün sind, d. h. nur während einer Vegetationsperiode funktionieren, oder immergrün, ist nicht leicht zu entscheiden, da die Blätter erst spät abgeworfen werden. Darüber liegen keine näheren Untersuchungen vor. Es kann wohl beides vorkommen, immergrünes Verhalten ist sicher häufiger.

Was die Erhaltung der alten Blätter anbetrifft, so ist diese ziemlich verschieden:

a) Die alten Blätter erhalten sich als ganzes mehr oder weniger lang im Innern des Polsters; bestes Beispiel der Radialkugelpolster *Anabasis aretioïdes,* wo sich die ganze Beblätterung bis weit hinein erhält; aber auch viele andere Polsterpflanzen ließen sich hier nennen; schön schwarz werdend erhalten sich lange die behaarten Blätter von *Eritrichium nanum* Vill., die vieler Saxifragen als braune, trockene Gebilde, überhaupt auch die vieler Polsterpflanzen mit wenig Füllmaterial usw.

b) Die alten Blätter erhalten sich nur teilweise: Hier kommen einige Modi vor, welche erwähnenswert sind: Raouliaarten erhalten hauptsächlich den dichten Wollfilz, während das übrige Blatt zu nichts zusammenschrumpft, *Silene acaulis*-Polster enthalten eine Menge borstiger Reste von Blättern, es sind hauptsächlich die Mittelnerven der Blätter, die so erhalten bleiben,[3]) bei *Anabasis aretioïdes* sind die Epidermen besonders resistent neben dem zen-

---

[1]) Häufig stellen die Blätter gegenüber verwandten Formen eine auf die Scheide reduzierte Hemmungsbildung dar, so bei manchen Azorellen, bei *Distichia.* Bei den pulvinaten Potentillen fällt die gestielte Spreite ab und es bleiben nur die imbrikaten Scheiden.

[2]) Nur auf einen Fall soll aufmerksam gemacht werden: es kann vorkommen, daß die imbrikate Beblätterung relativ rasch nach innen verschwindet, die Blätter zudem ziemlich breit und sehr gedrängt sind. Es entstehen dann rosettenartige Bildungen an den Enden der Zweige — aber doch etwas wesentlich anderes als Rosettenpflanzengesellschaftspolster. — Beispiele für den besprochenen Fall sind: manche Raoulien, *Colobanthus kerguelensis, Saxifraga androsacea, Gentiana pumila,* Pflanzen also, die eine Verbindung von Polsterpflanzen und zugleich Rosettenpflanzen sind. („Rosettenpolster" bei *Draba, Androsace, Saxifraga.*)

[3]) Analog verhält sich *Draba ossetica* Som. et Lev. var. *columnaris* S. et L., während beim Typus der Art das ganze Blatt erhalten bleibt. (Sommier et Levier, Enum. plant. in Cauc. lect. 1900. p. 51.)

tralen Bast. In andern Fällen zerfallen die Blätter, nachdem sie sich einige Zeit erhalten haben, allmählich und gleichmäßig. Hierher die Hauptmenge der Fälle.

c) Die alten Blätter erhalten sich überhaupt nicht lange, so teilweise in *Anabasis aretioïdes*, dann besonders in vielen Pflanzen mit sehr viel Füllmaterial und wenig dichter Verzweigung.

Dieser Punkt ist für die Schwammbildung im Polster, sowie vielfach für die Humusbildung von großer Bedeutung (vergl. die Ökologie, 3. Kap.). Die Kombinationen von erhaltenen und verwitternden Blättern mit anorganischem Füllmaterial sind oben bei der Besprechung des letzteren angedeutet.

Der Knospenbau ist nach Warming allgemein ein offener; vergl. darüber das oben bei *Anabasis* (S. 337) Gesagte. Jedenfalls gibt es noch viele andere bodennahe Pflanzen, die offene Knospen besitzen, so daß dieses Merkmal zur Charakterisierung nicht benutzt werden kann. Ob es bei den Polsterpflanzen wirklich ganz allgemein ist?

Einige Punkte, die noch wenig untersucht sind, seien hier der Vervollständigung der Gesichtspunkte halber noch kurz berührt. Wenig bekannt sind noch Lebensdauer, Sproßfolge, Überwinterung und Verjüngung und Wanderung, welche Merkmale eine Einordnung der Polsterpflanzen in Warmings „biologische Gruppen" ermöglichen würde (S. Kirchner, Löw und Schröter, Lebensgeschichte. Bd. 1, p. 14). Ohne eingehendere Untersuchungen kann aber doch gesagt werden, daß die Polsterpflanzen unter Gruppe B (perennierende Pflanzen) einzureihen sind, innerhalb dieser Gruppe lösen sie sich dann aber in verschiedene Abteilungen auf und bilden in dieser biologischen Gruppe keine einheitliche Untergruppe. Meist gehören sie zwar zu den Pflanzen ohne Wanderungsvermögen. Ausnahmen machen aber doch etwa die Horstpolster.

Die Art der Überwinterung ist vielfach nicht näher bekannt. Verholzung kommt oft vor; besonders stark ist vielfach die Peridermbildung, dies scheint besonders auch bei den alpinen Polstern der Fall zu sein, ohne daß bei diesen eine starke Verholzung stattfände; wahrscheinlich dient das Periderm auch als Festigungsgewebe. Dieser Punkt ist noch näher zu verfolgen.

Sehr variabel ist der Blütenstand, sowie die Stellung der Blüten bei den verschiedenen Polsterpflanzen. Hier herrscht große Mannigfaltigkeit.

Sitzende Blüten, sitzend in den Achseln der Blätter (dann meist terminal gehäuft) oder terminal sitzend, oder gestielte Blüten und hochgestielte Blütenstände treten auch in ein und derselben Gattung auf. Schon bemerkt wurde, daß wohl vielfach die starke Verzweigung (Austreiben der Axillarknospen) durch die terminale Stellung der Blüten bedingt sein dürfte.

2. Kapitel.

Die Versuche kausal-mechanischer Erklärung des Polsterwuchses in der Literatur.

In den Ausführungen der Literatur über die Polsterpflanzen herrscht sehr oft eine Ausdrucksweise, die den Leser in Zweifel läßt, ob mit der „Ursache" oder dem „Grund" des Polsterwuchses eine kausal-mechanische Ursache oder ein teleologischer Grund gemeint sei. Oft spielt auch die teleologische Erklärungsweise in die kausale hinein. Diese beiden Betrachtungsarten müssen scharf getrennt sein, und wenn sie scharf unterschieden werden, sind sie m. E. beide durchaus berechtigt.

Welche Faktoren bedingen den Polsterwuchs? Diese Frage kann bedeuten: Entweder: Welche Faktoren der Außen- oder Innenwelt der Pflanze kommen als Ursachen im physikalischen Sinn in Betracht, die bei der Genesis der Pflanze — Onto- oder Phylogenese — deren bestimmten Wuchs veranlassen, die, wenn sie fehlen würden, möglicherweise, nämlich wenn die Pflanze ihr Fehlen ertragen würde, einen andern Wuchs entstehen lassen würden? Oder aber sie kann bedeuten: Welche Faktoren sind Gründe für das Auftreten des Polsterwuchses als einer Anpassung an diese Faktoren, m. a. W. unter was für Bedingungen tritt — gleichgültig auf welche kausale Art und Weise — Polsterwuchs überhaupt auf? — Im ersten Fall haben wir es mit einem physiologischen (experimentell-morphologischen), im zweiten mit einem ökologischen (ökologisch-geographischen) Problem zu tun, beide Probleme anknüpfend an dasselbe Objekt. Die für die Erklärung benutzten Faktoren brauchen durchaus nicht zusammen zu fallen in beiden Erklärungen (was aus jeder einfachen kausalen Erklärung der Entstehung eines Ökologismus hervorgeht und hier nicht weiter auszuführen ist).

Was nun die kausale Erklärung der Entstehung des Polsterwuchses betrifft, so kann es sich zur Zeit natürlich nur um einen Versuch handeln, einzelne Faktoren, die bei der Ontogenese der Polsterpflanzen von Bedeutung sind, festzustellen, indem man besonders auch experimentell versucht bei deren Fehlen andere Wuchsformen zu erhalten. Die Literatur enthält in dieser letzteren Hinsicht noch fast nichts, sondern nur einzelne Bemerkungen der Autoren über die vermutlichen Haupteinflüsse die in Betracht kommen. Sie sollen kurz kritisch zusammengestellt werden:

Zunächst mag bemerkt werden, daß es wohl kaum angeht, für alle Polsterpflanzen gemeinsame äußere Bedingungen festzustellen die den Polsterwuchs veranlassen könnten, wenn daher eine Vermutung über die Bedeutung eines klimatischen oder edaphischen Faktors für bestimmte Polsterpflanzen geäußert wird, so darf sie nicht verallgemeinert werden.

Meigen (1894, p. 458) stellt als Bedingung für die Entwicklung von Polstern feuchten und gleichzeitig kalten

Boden auf, der mit der kurzen Vegetationszeit vereinigt, ein langsames Wachstum bewirkt, sodaß die Polsterpflanzen wesentlich als Hemmungsbildungen verstanden werden müssen. Trockenheit, besonders durch Wind, hemmt das Wachstum an den Spitzen und bedingt Austreiben von Seitenknospen nach Reiche (1893, p. 313). Endlich kann man auch die hemmende Wirkung des Lichts für die in sehr intensivem Licht wachsenden Polsterpflanzen in Anspruch nehmen — ich habe beispielsweise beobachtet, daß ein typisches Polster der *Androsace helvetica* in den Alpen, das von einem flachen in dasselbe gefallenen Stein teilweise beschattet war, aber nicht des Lichts überhaupt beraubt, an jener Partie den Polsterwuchs aufgab und so locker wurde, daß man kaum mehr an eine Polsterpflanze gedacht hätte, wäre nicht die andere Hälfte derselben Pflanze typisch als Radialvollkugelpolster entwickelt gewesen. Beide Hälften der Pflanze waren übrigens grün und gut entwickelt, nur hatte der einen die direkte Beleuchtung, ein hemmender Faktor, gefehlt und somit ihr Polsterwuchs sich aufgelöst.

Die Bedingungen, unter denen Polsterpflanzen auftreten, sind für das Pflanzenleben im allgemeinen ungünstige, sodaß der Polsterwuchs wohl mit Recht u. a. auch als Hemmungsbildung betrachtet werden darf, d. h. er geht verloren, wenn gewisse hemmende Faktoren fehlen. Nur dürfen diese Faktoren nicht für alle Polsterpflanzen als notwendig aufgefaßt werden: Es kann ohne weiteres behauptet werden, daß feuchter und kalter Boden für *Anabasis aretioïdes* keine Rolle spielt und Licht für *Azorella Selago* nicht dieselbe wie für *Androsace helvetica*. Die kausale Erklärung muß für die verschiedenen Polsterpflanzen natürlich eine individuelle sein, entsprechend auch den mit äußeren Einflüssen sich kombinierenden inneren Bedingungen und spezifischen Strukturen. Alle Versuche der Vereinheitlichung der Kausal-Ursachen des Polsterwuchses scheitern an diesem Punkt und an dem Umstand, daß in so sehr verschiedenen Klimaten Polsterpflanzen auftreten und die gemeinsamen Faktoren (Trockenheit irgend welcher Art, Licht und und Winde) allein nicht ausreichen zur Kausal-Erklärung.

Von verschiedenen Autoren die weiterhin mehr oder weniger bestimmte Ansichten über die den Polsterwuchs kausal bedingenden Faktoren äußern, legt Adamović (Botanische Jahrbücher, 33, p. 555 ff.) hauptsächlich auf Licht und Wärme einen großen Wert und lehnt den Wind als mechanisch wirkenden Faktor für die kausale Erklärung des Wuchses gänzlich ab. Er betrachtet den Polsterwuchs freilich auch ganz besonders als Anpassung gegen Licht und Wärme (als Transpiration hervorrufende Faktoren) und es ist nicht immer klar, ob er kausal oder teleologisch reflektiert. Dem Licht schreibt ferner Bedeutung zu Dusén (Rezension von Negers zu erwähnender Arbeit. Engler, Bd. 24). — Viele Autoren halten den Wind für ein Agens, das den dichten polsterartigen Wuchs direkt zu bewirken vermag, so Reiche (Botanische Jahrbücher. Bd. 21. p. 35), der als Folge der austrocknenden Wirkung des Windes vermindertes Spitzenwachstum, dadurch Austreiben

vieler Seitenknospen und dadurch Entstehung des dichten Wuchses annimmt, eine sehr zu beachtende Überlegung. (Dieselbe Ansicht geäußert 1893. p. 313.)[1]) Neger endlich (Bot. Jahrb. 23. p. 399) betrachtet die direkte mechanische Wirkung des Windes als Bedingung der Entstehung des polsterartigen Wuchses (ohne über eine ökologische Deutung schlüssig zu werden), doch bemerkt schon Adamović (l. c. o. p. 565), daß durch direkte Windwirkung nicht kugelig runde, sondern mehr einseitig entwickelte Gebilde zustande kommen, da kaum irgendwo der Wind allseitig gleichmäßig weht. Schimper in Schenk (1905. p. 43) macht besonders Kälte — allgemein gefaßt natürlich mit Unrecht — als formbildenden Faktor, der bei Polsterwuchs eine Rolle spiele, geltend.

Viele Autoren äußern sich nur ökologisch über die Polsterpflanzen. Die vorstehende Zusammenstellung hatte den Zweck, die Verschiedenheit der geltend gemachten Gesichtspunkte zusammen zu stellen und dürfte die Notwendigkeit einer speziellen Erklärung für die einzelnen Pflanzen nahe gelegt haben. Diese ist noch ganz Aufgabe experimentell-morphologischer und vergleichend-morphologischer Arbeit.

Immerhin legen die wenigen Experimente und Beobachtungen über den direkten Einfluß äußerer Faktoren die Anschauung nahe, daß wenigstens die Kurzgliedrigkeit der Polstersprosse vorwiegend eine induzierte, individuelle Eigenschaft ist: vergl. die Beobachtungen über Aufgabe des Polsterwuchses bei Beschattung (*Androsace helvetica*, Seite 408), bei Überstauung mit Wasser (*Azorella Selago*, Seite 402, Anm.) und in feuchter Luft (*Phyllane clavigera* nach Cockayne, 09).

3. Kapitel.

Die ökologischen Deutungen des Polsterwuchses. Skizze der Ökologie des Polsterwuchses.

Eine allgemeine Ökologie der Polsterpflanzen müßte die genauere Kenntnis der Lebensverhältnisse der einzelnen Gewächse und auch ihres anatomischen Baues zur Verfügung haben. Es müßten die Hauptvertreter der Polsterpflanzen verschiedener Klimate und Standorte in der Art, wie es hier mit *Anabasis aretioïdes* versucht ist, eingehend morphologisch-anatomisch und ökologisch untersucht sein. Denn der Polsterwuchs ist nur ein Merkmal dieser Pflanzen, die daneben große Verschiedenheiten zeigen, besonders auch in ihrem anatomischen Bau und der Morphologie und Anatomie ihrer Wurzeln, die auf ganz verschiedene „Haushalte“ der Pflanzen sofort schließen lassen. Diese allgemeine Ökologie müßte

[1]) Ganz ähnlich schreibt auch Warming (1909) der austrocknenden Wirkung des Windes eine Wirkung zu: Durch die Tötung vieler Vegetationsspitzen ruft er einem vermehrten Austreiben von Seitenknospen und so der charakteristischen dichten Verzweigung der Polster.

auch die Formmannigfaltigkeit ein und derselben Pflanze berücksichtigen, ihre Epharmose kennen. Sie ist die Aufgabe eines Monographen der Polsterpflanzen.

Das Hauptproblem einer solchen Untersuchung wäre die Frage, ob die Polsterpflanzen wirklich, analog z. B. den Sukkulenten eine ökologische Konvergenzerscheinung bedeuten oder nur eine physiologische (in der Terminologie Dettos, vergl. p. 148) und ob wir es, wenn das erstere wirklich der Fall ist, mit einer Konvergenz in der Richtung der Xerophilie zu tun haben, was dadurch wahrscheinlich würde, wenn sich allgemein in der Anatomie, wie im Wuchs eine Konvergenz nachweisen ließe (progressive Paravarianten mit ökologischem Wert!). Das später zu publizierende Verzeichnis wird zeigen, in wie vielen Familien des Pflanzenreichs Polsterwuchs zustande gekommen ist, und wenn wir besonders die Radialkugelpolster einiger verschiedener Familien nebeneinander halten, so ist darüber, daß wir es mit einer wenigstens physiologischen Konvergenz von derselben Bedeutung und Anschaulichkeit, wie die der extremen Stammsukkulenten (Euphorbien und Kakteen z. B.) zu tun haben, kein Zweifel.

Es wäre also nur noch zu untersuchen, ob wirklich gleichartige äußere Ursachen so stark die phyletischen, als „innere" sich äußernden Faktoren bezwungen haben, daß die Konvergenzerscheinung zustande kam; ein Problem, das durch vergleichend ökologische Studien freilich eigentlich nicht befriedigend gelöst werden kann, solange nicht auch die experimentelle Vererbungslehre den Einfluß äußerer Bedingungen auf die innere Struktur der Pflanze geklärt hat.

Natürlich kann das Resultat einer solchen Untersuchung auch das sein, daß nur eine gewisse Anzahl von Polsterpflanzen heute noch in Verhältnissen leben, die ihren Bau als Anpassung an äußere Bedingungen verstehen lassen, während die Verbreitung anderer historisch erklärt werden muß. (So wohl manche in Sümpfen und Hochmooren wohnenden Polsterpflanzen, wenn man nicht allzu ausgiebige Verwendung von dem doch noch etwas wenig fundierten Begriff der „physiologischen" Trockenheit machen will.) Ferner kann ein Teil der Polsterpflanzen nur physiologisch, d. h. der zufälligen Formähnlichkeit nach konvergieren mit den übrigen. In dieser Beziehung ist zu bemerken, daß namentlich die Moose, die ja vielfach auch polsterförmigen Wuchs erkennen lassen, jedenfalls nur teilweise diesen als Trockenheitsanpassung auffassen lassen (etwa felsbewohnende Moose hauptsächlich); zum Teil ist es einfach die Üppigkeit, mit der sich diese an gewissen, besonders feuchten Standorten entwickeln, was den dichtgedrängten, polsterigen Wuchs veranlaßt. Ich berücksichtige sie deshalb nicht.

Im Folgenden soll nun unter steter Berücksichtigung der eben aufgezählten Punkte, denen gegenüber Polsterwuchs als eine Anpassung geltend gemacht wurde, eine Skizze der Ökologie des Polsterwuchses versucht werden, indem versucht wird, die Bedeutung des Wuchses den betreffenden Faktoren: Temperatur, Feuchtigkeit, Wind etc. gegenüber etwas in ihrer gegenseitigen Be-

deutung abzuschätzen und die individuelle Ökologie der Polsterpflanzen verschiedener Klimata etwas zu sondern.

Mit dem Polsterwuchs hängen zusammen und werden betrachtet in ihren Wirkungen: Schwammwirkung der Polster, Häufung und dichte Stellung der Blätter, Sammlung von Füllmaterial im Polster, Kompaktheit und Festigkeit des Ganzen.

Allgemein ist dabei angenommen, daß die Polsterpflanzen eine mehr oder weniger xerophytische Wasserbilanz aufweisen. Die Trockenheit ihrer Standorte kann aus verschiedenen Gründen zustande kommen und physikalischer oder physiologischer Art sein. Allerdings müßte eine Monographie der Ökologie der Polsterpflanzen diesen Punkt eingehend begründen. Ich folge der allgemeinen Auffassung.

1. **Die ökologischen Deutungen des Polsterwuchses** in der Literatur.

Die Vielheit der geltend gemachten Gesichtspunkte ist auch hier groß, ja erheblich größer als bei den kausalen Erklärungsversuchen, da dem Pflanzengeographen, der über die Polsterpflanzen berichtet, die ökologische Betrachtung näher liegt.

Es sollen im Folgenden die verschiedenen ökologischen Gesichtspunkte, die in der Literatur hervortreten, zusammengestellt werden ohne Rücksicht auf allfällig sich ergebende Widersprüche und dann verbunden mit bei *Anabasis aretioïdes* gemachten Beobachtungen zu einer vorläufigen allgemeinen Ökologie des Polsterwuchses zusammengefaßt werden. Erst bei der letzteren sollen Autornachweise gegeben werden.

Polsterwuchs wird aufgefaßt als Anpassung an und gegen:

A. Temperaturverhältnisse. a) des Bodens: 1) Die Polsterpflanzen fallen unter die am Boden wärmesuchenden Pflanzen (für kalte Klimate). 2) Sie halten den Boden unter sich warm (günstig für Wurzeltätigkeit in kaltem Boden).

b) der Luft: 1. Sie beschränken sich auf die Wärmeschichten der Atmosphäre dem Boden nach (luftwärmesuchend). 2. Sie bieten nicht ihre ganze Oberfläche der kalten resp. heißen Luft dar (Transpirationsschutz gegen trockene Luft durch Kälte oder Wärme).

c) 1. Sie gleichen die Extreme der Luft- und Bodentemperaturen in sich aus vermöge des gespeicherten Wassers, leiden also weniger unter Extremen (Lebensschutz, Transpirationsschutz). 2. Sie speichern in sich Wärme und geben sie weniger rasch ab als die Umgebung (längere Beibehaltung des Wärmeoptimums in kalten Klimaten, allgemeine Erhöhung der Lebensfähigkeit).

B. Feuchtigkeits- resp. Trockenheitsverhältnisse der Luft und des Bodens an sich. a) des Bodens: 1. Sie speichern in sich Wasser, was auch den Untergrund feucht erhält. 2. Sie halten direkt die Verdunstung des Bodens auf (Erhaltung der Feuchtigkeit in physikalisch trockenen Böden).

b) der Luft: 1. Sie hemmen infolge eigenen Wasserbesitzes die Wirkung der Trockenheit der umgebenden Atmosphäre (Transpirationsschutz, Vertrocknungsschutz).

c) Sie sind zu diesen Funktionen befähigt durch die Fähigkeit, bei Niederschlägen rasch viel Wasser aufzusaugen und mehr oder weniger lang festzuhalten.

C. Windverhältnisse. a) Gegenüber dem Wind als mechanisch wirkendem Faktor. 1. Gegen die schüttelnde Wirkung. 2. Gegen die Zerstörung durch Brechen, Zerreißen, Entwurzeln durch Wind. 3. Gegenüber der mechanischen Wirkung des Windes mit Schleifmaterial: Sand, Schnee und Eiskristalle.

b) Gegenüber dem Wind als austrocknendem Agens. 1. Sie bieten nicht die ganze Oberfläche demselben zur Bestreichung dar, sondern schützen die gefährdeten Organe gegenseitig durch Bedeckung. 2. Sie schaffen zahlreiche windstille Räume in sich. 3. Sie geben zuerst langsam das nur kapillar festgehaltene Wasser preis, was alles die Transpiration herabsetzt.

D. Lichtverhältnisse (Bestrahlung). Sie bieten nur partielle Teile dem Licht, der Bestrahlung direkt dar, die übrigen schützen sich gegenseitig durch Bedeckung. (Von Bedeutung bei extrem belichteten Pflanzen; im Zusammenhang besonders mit der Erwärmung stehend.)

E. Natur-Ereignisse verschiedener Art in der Umgebung. 1. Erdbewegungen, Schuttfälle, welche der kompakten Pflanze weniger schaden als der leicht beweglichen und weichen gewöhnlichen Pflanze. 2. Brände, die rasch über die Pflanzendecke hingehen und bei der dichten Anordnung der Pflanzenteile im Polster nicht alle versengen.

F. Ernährungsverhältnisse. Sie bilden in sich aus ihren alten verwitternden Blättern nur einen humösen Nährboden; Regen schwemmt die eigenen Verwitterungsbestandteile (bes. mineralische) nicht weg, sondern an den Grund des Polsters oder in den Boden unter demselben, wo in vielen Fällen bes. Würzelchen sich dieselben mit dem gespeicherten Wasser zunutze machen. (Eine Art Autosaprophytismus; siehe auch Schröter, 1908, p. 325, wo Humus sammelnde Epiphyten zum Vergleich herangezogen sind.)

G. Beschädigungen durch weidende Tiere, durch die Kompaktheit des Wuchses wohl mehr als durch Stacheln der Haare.

2. Skizze der Ökologie des Polsterwuchses.

Es soll hier in großen Zügen eine Zusammenstellung der Hauptpunkte der Ökologie des Polsterwuchses gegeben werden, wie sie in der Literatur noch nicht zusammenfassend gegeben ist.

Es handelt sich insbesondere um die Ökologie der „guten" Polster, d. h. der ± gerundeten, kompakten und ± mit Füllmaterial versehenen Pflanzen. Für die Übergänge zu Rasen-, Spalier-, Rosetten- und anderen Pflanzen sind die den Polsterpflanzen eigenen Vorteile natürlich weniger oder von keiner Bedeutung, außer wenn es allen diesen Pflanzen gemeinsame sind. Dagegen

sind die ökologischen Unterschiede zwischen den verschiedenen Polsterarten nicht sehr erheblich und nur quantitativer Art.

Die Anordnung geschieht hier in etwas anderer Weise als oben.

Ausgangspunkt für die Darstellung sei die Fähigkeit der Polsterpflanzen, Wasser festzuhalten. Dieses Wasser übt nun einen Einfluß aus auf die Gestaltung der Temperaturverhältnisse der Pflanze, damit aber auch auf die Lebenstätigkeit und besonders die Transpiration derselben. Diese Verhältnisse sollen zuerst berücksichtigt werden:

1. Das Festhalten von Wasser in den Polstern und seine ökologische Bedeutung (Schwammwirkung). Mehr oder weniger halten alle Polster Wasser fest. Zahlen über die Menge sind wenige bekannt. Oettli (1904, p. 293f.) gibt für *Androsace helvetica* eine Aufnahmefähigkeit von 157 % des Eigentrockengewichts an. Die Anabasis-Polster habe ich bis über 70 % Wasser aufnehmen sehen. — Die Aufnahmefähigkeit allein entscheidet nicht, es ist vielmehr wichtig, daß das Polster einen Teil dieses Wassers längere Zeit (mindestens mehrere Tage lang) festhalten kann.

Es fragt sich, in welcher Hinsicht das Wasser für die Pflanze nützlich sein kann. Folgende Gesichtspunkte können allgemein geltend gemacht werden:

a) Ausgleichende Wirkung den Temperatureinflüssen gegenüber: Langsamere Erwärmung bei rascher Lufterwärmung oder Besonnung, nachher langsamere Abkühlung (Wärmespeicherung). (Meigen, Andersson, Schenk, Schröter, Reiche, Goebel, Zederbauer, Moseley.)

Dieser Punkt bedarf einer näheren Erörterung.

Zederbauer hat an Acantholimon- und Astragalus-Polstern auf der kleinasiatischen Wüstensteppe bei ca. 2000 m Messungen gemacht und gefunden, daß die Polster stets am Morgen wärmer, am Mittag kühler waren als die umgebende Luft und Erde. Reiche (1907, p. 105) bestätigt aus den Kordilleren Chiles bei 3200 m an verschiedenen Polstern die schwächere Erwärmung der Polster mittags dem Boden gegenüber, konstatiert aber ferner die stärkere Erwärmung als der Luft, nicht aber die geringere Abkühlung am Morgen. Andersson konstatiert an *Silene acaulis* in der Arctis bedeutendere Erwärmung der Polsteroberflächenschicht gegenüber Luft und Erde bei Besonnung mittags, also etwas ganz anderes als Zederbauer an seinen Polstern, und dasselbe Moseley (ref. in Schenk) an *Azorella Selago* auf den Kerguelen. Stärkere Erwärmung und langsame Wärmeabgabe behauptet auch Goebel für die Polsterpflanzen, der auf den Paramos solche fand. Im übrigen sind Messungen nicht bekannt. Man wird schon unterscheiden müssen zwischen dem, was wirklich vorgeht und dem, was nützlich ist. Das letztere zu bestimmen, ist dadurch sehr erschwert, daß man die Optima für die Lebenstätigkeiten (Assimilation, Transpiration etc) für die betr. Pflanzen nicht kennt. Im übrigen wird man den Nutzen dieser Erscheinungen nur gering veranschlagen

dürfen und nicht stets einen solchen erkennen können. Die Ansprüche der Pflanzen sind verschieden in verschiedenen Klimaten. Wenn in einem kalten Klima, wo Temperaturerhöhungen der Lebenstätigkeit nur günstig sein können, der Wassergehalt eines Polsters die rasche Wirkung derselben hindert, so ist das ebenso unzweckmäßig für die Pflanze, wie es nützlich ist, wenn dasselbe in einem Klima geschieht, wo die Temperatur stets das Optimum der Pflanze zu übersteigen droht. Und die durch den Wasserverlust durch Verdunstung entstandene Kälte, die feuchte Polster gelegentlich sich stärker abkühlen läßt, als trockene (vergl. Anabasis-Experimente S. 342 f.), kann keineswegs allgemein als nützlich für das Leben der Pflanze betrachtet werden. In vielen Fällen dürfte der Nutzen, der aus den Temperaturverhältnissen der Pflanze, bedingt durch den Polsterwuchs, hervorgeht, durch ebensolche Nachteile aufgewogen werden. In manchen wird immerhin ein zeitweiliger Nutzen für die Lebenstätigkeit der Pflanze zu konstatieren sein, den Charakter einer existenzermöglichenden Anpassung hat der Polsterwuchs deswegen aber nicht.

Die meisten Autoren betonen nur einen Punkt, der ihnen günstig erscheint, allgemein oder für spezielle Fälle:

b. Wärmespeicherung, Temperaturerhöhung oder längeres Beibehalten höherer Temperaturen gegenüber der Umwelt (Warming, 1909, p. 254; zitiert auch die anderen diesbezüglichen Angaben der Literatur) kann von Nutzen sein, weil die Assimilationstätigkeit erhöht wird, erhöht aber auch die Transpiration.

c. Wärmeabhaltung, weniger starkes Sicherwärmen (wegen Wassergehalts) kann als transpirationhemmend günstig sein, oft aber auch die Erreichung des Assimilationsoptimums hindern. Für nützlich halten sie vielfach: Schröter, Reiche 1907, Zederbauer. Einzelne nehmen die eine Wirkung für die Morgen-, Abend- und Nachtzeit (a), die andere (b) für den Mittag und die Zeit starker Insolation in Anspruch (Reiche und Zederbauer suchen das durch Zahlen zu zeigen). In einzelnen Fällen mag das berechtigt sein, doch muß es experimentell bewiesen werden. Die Assimilationshemmung resp. Förderung braucht eben nicht parallel der Transpirationsförderung resp. Hemmung zu gehen und die Beurteilung muß zudem individuell und relativ zum betreffenden Klima und den sonstigen Lebensbedingungen gemacht werden.

d) Die Luft im Polster und um dasselbe wird relativ feucht gehalten auf längere Zeit: Transpirationsschutz. (Zederbauer, Meigen, Andersson haben in der Arctis experimentell bis 20 Prozent größere Luftfeuchtigkeit im Polster konstatiert.)

Auch diese Wirkung verbessert nur die Existenz der Pflanze, dem Extrem völliger Austrocknung gegenüber bietet sie keinen Schutz, da diese trotzdem eintreten kann. Immerhin dürfte für die Pflanzen vieler Standorte, die nicht anhaltende heiße Trockenperioden aufweisen (wie z. B. *Anabasis*), dieser Faktor doch in Betracht kommen, so besonders auch für die alpinen.

e) Von dem Wasser kann ein Teil durch Saugwurzeln, die ins Polster gesandt werden, aufgenommen werden.

(Verbesserung der Wasserbilanz; Cockayne, Schenk, Schröter, Öttli.) Solche Saugwurzeln sind bisher bei alpinen Polstern (*Silene; Androsace helvetica, Saxifraga caesia)*, bei der antarktischen *Azorella Selago* und den neuseeländischen Raoulien konstatiert worden. Sie kommen besonders auch in dem von Öttli und Schröter berücksichtigten Fall in Betracht: bei Spaltenpolsterpflanzen nämlich, die im Winter Eis in ihrem Humuspolster enthalten, welches bei in den Alpen nicht seltenen schönen und warmen Tagen oberflächlich auftaut und dann den Pflanzen, deren Hauptwurzelsystem der Bodenkälte wegen kein Wasser aufnehmen kann, die aber doch an der Oberfläche Lebenstätigkeit zeigen und Wasser ausgeben, eine rasche Deckung dieses Wasserverlusts aus dem vom Polster selbst oberflächlich festgehaltenen ermöglichen. Dieser ökologische Punkt kommt für manche Polsterpflanzen nicht in Betracht, ein extremes Gegenbeispiel ist wiederum *Anabasis.*

f) Der Boden unter dem Polster wird länger feucht und vielfach auch länger warm (ungefroren) erhalten. (Meigen, bes. auch Schröter, Daten pag. 575a). Der erstere Punkt kommt besonders für physikalisch trockene (Wüsten!), der letztere für durch Kälte physiologisch trockene (spez. dem Gefrieren ausgesetzte) Böden in Betracht und ist bei Pflanzen mit kurzer Vegetationszeit, wie sie in Hochgebirgen häufig vorkommt, von Bedeutung.

Fassen wir den Nutzen der unter 1 zusammengestellten Punkte zusammen, so ist in erster Linie zu sagen, daß er kein allgemeiner ist, sondern für die einzelnen Pflanzen sehr verschieden sein kann, verschieden auch für ein und dieselbe Pflanze zu verschiedenen Zeiten. Es darf die Wassersammlung im Polster somit keineswegs absolut als nützlich bezeichnet werden, da sie bei manchen Pflanzen gelegentlich ebenso nützlich wie schädlich sein kann. Sie stellt eine Einrichtung dar, die fakultativ als Anpassung in Betracht kommt.

2. Der Polsterwuchs hat eine Häufung der Blätter, ein gegenseitiges Sichbedecken derselben zur Folge (vergl. S. 405). Dies ist ein für die Ökologie des Polsterwuchses wesentlicher Punkt. Er hat verschiedenen Faktoren gegenüber eine ökologische Bedeutung.

a) Häufung und gegenseitiges Sichbedecken der Blätter kann gegenüber direkter Erwärmung und Belichtung von Nutzen sein.

Dieser Nutzen dürfte nur eine mäßige Rolle spielen im Haushalt der Pflanzen. Um ihn genauer beurteilen zu können, müßte man die obere Grenze der unschädlichen Belichtung oder Erwärmung kennen, die kaum bestimmbar ist. Zudem ist zu bedenken, daß stets eine große Partie Blätter der direkten Bestrahlung trotzdem ausgesetzt sind, also diese ertragen können müssen. (Es ist bes. Adamovič, der diesem Punkt eine Rolle zuschreibt (bot. Jahrb. 33).)

Etwas anderes ist es b) mit der Herabsetzung der Transpiration durch gegenseitigen Schutz der Blätter zufolge deren

dichter Stellung, indem die direkte Bestrahlung herabgesetzt wird, windstille und feuchte, enge Zwischenräume zwischen den Blättern geschaffen werden usw., die Trockenheit der Luft somit teilweise kompensiert wird. Verbunden mit dem zu erwähnenden dichten Wuchs der engbeblätterten Zweige dürfte dieser Umstand von ziemlicher Bedeutung sein.

3. Die Kompaktheit der Zweige im Polster, Festigkeit derselben ist ökologisch von Bedeutung in folgender Hinsicht:

a) Erhöhung der Wirkung der dichten Beblätterung (2b), nur relativ wenige Blätter sind der Lufttrockenheit, Bestrahlung, d. h. den transpirationfördernden Faktoren direkt ausgesetzt.

b) Erhöhung der Wasserspeichermöglichkeit (1).

c) Dem Wind gegenüber einmal durch Bildung innerer windstiller, weniger Transpiration gestattender Räume, dann aber besonders auch der mechanischen Wirkung des Windes gegenüber, der Schleifmaterial, Sand (*Anabasis!*, Wüste!) oder Schnee und Eiskristalle (Gebirge!, gelegentlich übrigens auch in diesen Sand, Felspartikel usw.) führt. Dieser Punkt dürfte für manche Polster besonders von Bedeutung sein. (Öttli, Schröter, Brockmann, mechanische Windwirkung allgemein Diels, Neger, Schimper, Meigen u. a., meist aber ist nur die austrocknende Wirkung des Windes angeführt).

Von besonderer Bedeutung ist aber der dichte Wuchs der Zweige, wie die dichte Beblätterung auch der austrocknenden Wirkung des Windes gegenüber. Wind ist ein überall, wo Pflanzen vorkommen, vorhandener klimatischer Faktor von größter Bedeutung für das Pflanzenleben (vergl. bes. Warming, 1909, p. 36 ff. u. 1902, p. 39ff.) Die austrocknende Wirkung des Windes ist allgemein anerkannt. Er verhindert die Bildung von Wasserdampfkuppen über den transpirierenden Organen (vergl. besonders die Angaben Renners). Ihm gegenüber ist der dichte, gedrängte, zahlreiche feine, dem Wind nicht direkt zugängliche Räume schaffende Polsterwuchs von großer ökologischer Bedeutung, was schon aus der geographischen Verbreitung der Polsterpflanzen hervorgeht (diesen Punkt berührt besonders Schimper, Pflanzengeogr.). Die Anerkennung der Anpassungsbedeutung des Polsterwuchses der Austrocknung durch Wind gegenüber ist allgemein.

d) Naturereignissen, so besonders Schuttfällen und Steinfällen (Diels, bot. Jahrb. 22, p. 384) gegenüber, die auf krautige Pflanzen verheerend wirken. (Dieser Gesichtspunkt ist wohl von Bedeutung bei allen Vorkommnissen von Pflanzen an Felswänden, Hängen usw.)

Birger (Bot. Jahrb. 39, p. 275 ff.) macht aufmerksam darauf, daß der dichte Teppich- und Polsterwuchs die Pflanzen das Abbrennen gelegentlich überleben läßt (so *Astelia pumila* RBr. und *Oreobolus obtusangulus* Gaud. auf den Falklandinseln; auch *Scirpus paradoxus* Boeckeler von den *Campos Brasilicus* kommt hier in Betracht). Es ist natürlich die Dichtigkeit der Zweige verbunden mit der gespeicherten Feuchtigkeit, die das Überleben der Pflanzen ermöglicht. (Eine in der Literatur sonst nirgends verzeichnete Beobachtung!)

e) Die Ansammlung von Füllmaterial wird ermöglicht, dessen Bedeutung für die Ökologie unten besprochen wird.

f) Schutzwirkung gegenüber Weidetieren. Eine vielfach gute und notwendige Wirkung (Brockmann; Birger besonders nach Beobachtungen auf den Falklandinseln (p. 282).)

4. Sammlung von Füllmaterial im Polster.

Die ökologische Bedeutung des Füllmaterials ist folgende:

a) Es erhöht die Wasserkapazität des Polsters vielfach, besonders wenn das Polster dicht ist und das Füllmaterial kompakt in demselben die Hohlräume erfüllt. (Vergl. über die Wirkung Punkt 1, a—d.)

b) Durch den Humusgehalt wird es zu einer Nahrungsquelle (Meigen, Öttli); nicht allgemein verbreiteter Faktor: Wüstenpolsterpflanzen wie *Anabasis aretioïdes* enthalten keinen oder unwesentlich Humus; nicht in allen Fällen sind Wurzeln ausgebildet, die ins Polster hineinwachsen.

c) Es hilft in bedeutendem Maß an der Festigung der Polster mit (deren Bedeutung unter 3).

Die Polsterpflanzen gehören in Raunkiaers ökologischem System der Lebensformen zu den Chamaephyten (werden allerdings oft mehr als 30 cm hoch!), sind also bodennahe Pflanzen. — Manche Autoren finden im Polsterwuchs eine Anpassung an die Temperaturverhältnisse, indem die Polster am Boden Wärme suchen sollen (Weberbauer, Meigen). Dies kann natürlich nur für bestimmte Polster der Fall sein in relativ kalten Klima, für andere ist das dichte dem Boden Aufliegen in dieser Beziehung sicher kein Vorteil (z. B. *Anabasis!*). Eine Bestätigung der Tatsache, wie verschieden der ökologische Wert ein und derselben Anpassung in verschiedenen Klimaten sein kann!

Es dürfte als Resultat dieser Übersicht sich ergeben haben, daß die Annahme eines allen Polsterpflanzen gemeinsamen, aus ihrer Organisation hervorgehenden Nutzens nicht so ohne weiteres berechtigt ist. Jedenfalls sind die ökologischen Urteile, die an die Organisation der Polsterpflanzen angeschlossen zu werden pflegen, in jedem speziellen Fall sehr zu überlegen, unter Berücksichtigung der verschiedenen Lebensverhältnisse der Pflanzen. Man muß, so auffallend und feststehend die morphologische Konvergenz von Pflanzen so vieler Familien ist, doch bezüglich einer Konvergenz im ökologischen Sinn sich skeptisch verhalten, und man wird die Erscheinung für Anpassungsspekulationen und -Theorien nur mit der Vorsicht gebrauchen dürfen, die für alle biologischen Theorien empfehlenswert sein dürfte.

Zitierte Literatur.

a. Über Anabasis aretioïdes.

Brockmann-Jerosch, H., u. Heim, Ar., Vegetat.-Bilder vom Nordrand der algerischen Sahara. (Veg.-Bilder v. Karsten u. Schenk. VI. 4. 1907.)

Bunge, Al., *Anabasearum* Revisio. (Mém de l'Acad. imp. d. scienc de St. Pétersbourg. sér. VII. T. IV. No. 11.)

— Pflanzengeogr. Betrachtungen über die Familie der Chenopodiaceen. (Ebend. sér. VII. T. XXVII. No. 8.)

Choisy, M. A., Documents relatifs à la mission dirigée au Süd de l'Algerie Paris 1900ff. T. 3. 1905. Darin: Rolland: Hydrologie, Météorologie etc.

De Bary, Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane. 1877.

Detto, C., Die Theorie der direkten Anpassung etc. 1904.

Diels, L., Vegetationsbiologie v. Neuseeland. (Englers bot. Jahrb. XXII. 1897.)

Fischer, H., Der Pericykel in den freien Stengelorganen. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXXV. 1900.)

Fitting, H., Die Wasserversorgung u. die osmot. Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. (Zeitschr. f. Bot. III. 4. 1911.)

Flahault, Chr.. sur les herborisations etc. (Bull. soc. bot. de France. 1907.)

Fron, G., Sur la racine des *Suaeda* et des *Salsola*. (Compt. rend. Paris. T. 125. 1897. p. 366.)

— Sur la cause de la structure spiralée des racines de certaines Chenopodiacées. (Ebend. T. 127. 1898. p. 562.)

Gernet, C. A. v., Notizen über den Bau des Holzkörpers einiger Chenopodiaceen. (Bull. d. l. soc. imp. d. natural. de Moscou. XXXII. 1859.)

Gheorghieff, St., Beitr. z. vergl. Anat. d. Chenopodiaceen. (Bot. Centrbl. VIII. 1887; Bd. XXX u. XXXI.)

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Aufl. 1909.

Herail, Etude de la tige des Dicotyledones. (Ann. scienc. nat. Bot. Sér. 6. T. XX.)

Jaccard, P., Etude anatomique de bois comprimés. (Mitteil. d. schweiz. Centralanst. f. d. forstl. Versuchswes. X. 1. 1911.)

Jönsson, Zur Kenntnis d. anat. Baues der Wüstenpflanzen. (Lunds Univers. Arkr. 38. 2. 1902. No. 6.)

Kohl, F. G., Anatom.-physiol. Untersuchung der Kalksalze u. Kieselsäure in d. Pflanze. Marburg 1889.

Leisering, Über die Entwicklungsgeschichte des interxylären Leptoms bei den Dicotyledonen. (Bot. Centrbl. LXXX. 1899.)

— Über die Korkbildung bei den Chenopod. (Ber. d. d. bot. Ges. XVII. 1899. (a.)

Livingston, B. E., The relation of Desert Plants to Soil Moisture and to Evaporation. (Carnegie Inst. of Wash. Publ. 50. 1906.)

Mac Dougal, D. T., Botanical Features of North American Deserts. (Carnegie Publ. No. 99. Wash. 1908.)

Massart, J., Un Voyage botanique au Sahara. (Bull. soc. roy. d. bot. de Belgique. T. 37. 1898.)

Morot, Recherches sur le péricycle. (Ann. scienc. nat. Bot. sér. VI. T. 20. 1885.)

Renner, O., Beiträge zur Physik der Transpiration. (Flora. Bd. 100. 1910. Heft 4.)

Rolland, M. G., siehe Choisy.

Rübel, S, Beiträge z. Kenntnis d. photochem. Klimas von Algerien. (Vierteljahrsschrift d. Nat. Gesellschaft Zürich. Bd. 55. 1910).

Sanio, C., Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers. (Bot. Zeitg. Bd. 21. 1863. No. 12.)

Schröter, C., Das Pflanzenleben der Alpen. 1908.

Schenk, H., Vergleichende Darstellg. der Pflanzengeogr. der subantarkt. Inseln. (Wiss. Ergebn. d. Deutsch. Tiefsee-Exped. Bd. II. 1905.)

Solereder, Vergl. Anatomie der Dicotyledonen. 1899.

Spalding, V. M., Distribution and Movements of desert Plants. (Carnegie Inst. of Wash. Publ. 113. 1909.)

Ternetz, Ch., *Azorella Selago* Hook. (Bot. Zeitg. 1902. I.)

Volkens, G., Flora der ägypt.-arab. Wüste. 1887.

—, *Chenopodiaceae.* (Engler-Prantl, Die natürl. Pflanzenfamilien. III. I. Lief. 79 u. 80. 1892.)

Warming, Ecology of Plants. 1909.

b. Betr. den Anhang über Polsterpflanzen.

Adamovič, L., Die Vegetationsformen Ostserbiens. (Engl. Bot. Jahrb. Bd. 26. 1898.)

—, Die Sandsteppen Serbiens. (Engl. Bot. Jahrb. Bd. 39. 1904.)

Andersson, G., Zur Pflanzengeographie d. Arctis. (Geogr. Zeitschr. Bd. VIII. 1902.)

Brockmann und Heim, s. oben.

Birger, S., Die Vegetation bei Port Stanley etc. (Engl. Bot. Jahrb. Bd. 39. 1906.)

Cockayne, L., Report on a botanical Survey of the Tongariro National Park. Wellington 1908.

—, The mount Arrowsmith District. (Transact. New Zeal. Inst. XLII. 1910.)

—, Report. of a Botanical Survey of Stewart Island. I. Wellington 1909.

—, The ecological botany of subantarctic Islands etc. II. 1909.

—, New Zealand Plants and their story. Wellington 1910. (Populäre Darstellg.)

—, On the peopling by plants of the subalpine Riverbed of the Rakaia. [Southern alps of New Zealand.] (Trans. bot. Soc. Edinburgh. Vol. 24. 1911.)

Diels, L., Die Pflanzenwelt von Westaustralien. (Vegetation d. Erde. VII. 1906.)

Dusén, Über d. Vegetation der feuerländ. Inselgruppe. (Engl. Bot. Jahrb. 24. 1898.)

—, Gefäßpflanzen aus Ost- und Südpatagonien. (Arkiv f. Botan. 1908.)

Domin, K., Morphol. u. phylogenet. Studien über d. Familie der Umbelliferen. (Bull. int. de l'Acad. d. Sc. de Bohême. 1908.)

Goebel, K., Pflanzenbiol. Schilderungen. I. 1891.

Heß, E., Über die Wuchsformen d. alp. Geröllpflanzen. (Beih. z. Botan. Centralblatt. Abt. II. Bd. 27. 1910.)

Marloth, R., Das Kapland. (Chun, Ergebnisse d. Tiefsee-Exped. Bd. II. Teil III. 1908.)

Meigen, Fr., Skizze der Veget.-Verhältnisse von Santiago. (Engl. Bot. Jahrb. 17. 1893.)

—, Biolog. Beob. aus d. Flora Santiagos. (Engl. Bot. Jahrb. 18. 1894.)

Neger, F. W., Vegetat.-Verhältnisse im nördl. Araucanien. (Engl. Bot. Jahrb 23. 1897.)

Pax, A., Verbreitung der südamerikan. Caryophyllaceen usw. (Engl. Bot. Jahrb. 18. 1894.)

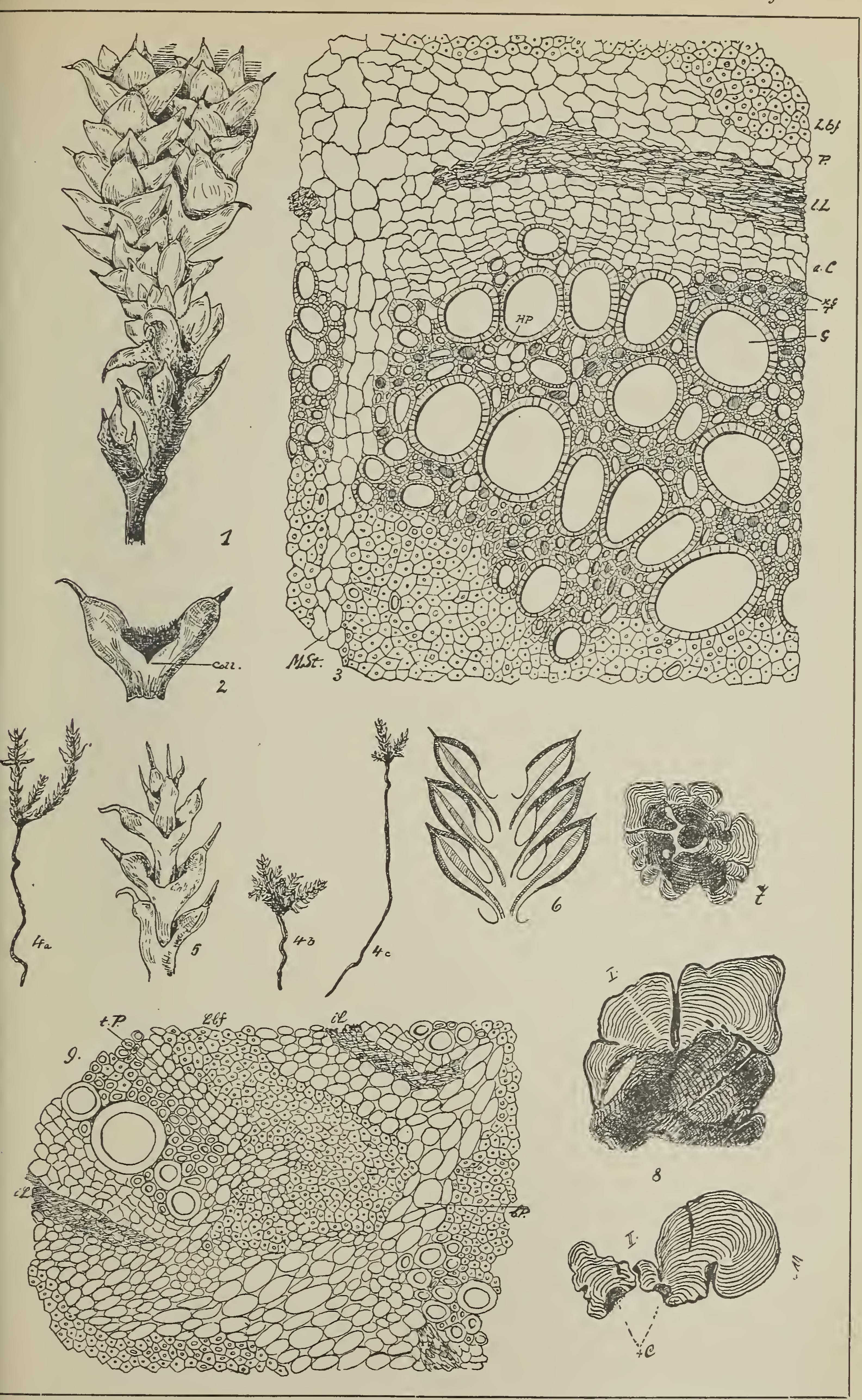
Pritzel, E., Vegetat.-Bilder aus d. mittl. u. südl. Griechenland. (Engl. Bot. Jahrb. 41. 1907.)

Raunkiaer, C., Planterigets Livsformer og deres Betydelse for geographicen. Kopenhagen 1907.
Reiche, K., Über polster- und deckenförmig wachsende Pflanzen. (Verh. wiss. Ver. z. Santiago. Bd. II. 1893. Heft 5 u. 6.)
—, Zur Kenntnis der chilenischen Arten der Gattung *Oxalis*. (Engl. bot. Jahrb. 18. 1894.)
—, Die bot. Ergebn. meiner Reise in die Cordilleren usw. (Engl. Bot. Jahrb. 22. 1897.)
—, Die Vegetat.-Verhältnisse am Unterlauf des Rio Maule. (Engl. Bot. Jahrb. 21. 1896.)
— u. Pöhlmann, R., Beitr. z. Kenntn. d. Flußtäler Camerones usw. (Verh. wiss. Ver. z. Santiago. Bd. IV. 1900.)
—, Grundzüge d. Pflanzenverbr. in Chile. (Veget. d. Erde. VIII. 1907.)
Rikli, Beitr. z. Kenntn. v. Natur- u. Pflanzenwelt Grönlands. (Actes d. l. soc. helvet. d. sc. nat. 1909.)
Schenk, H., s. oben.
Scottsberg, C., Vegetationsbilder aus Feuerland usw. (Karsten u. Schenk, Vegetationsbilder Reihe IV. H. 3. 4. 1906.)
Schröter, C., s. unter a.
Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie etc. 1898.
Ternetz, s. oben.
Warming, The structure and Biology of Arctic Flowering Plants. (Meddelesen om Grönland. XXXVI. 1909.)
—, Om Planterigets Livsformer. Kopenhagen 1906.
—, Ökologische Pflanzengeographie. 2. Aufl. 1902. S. a. O.
Weberbauer, A., Anat. u. biol. Studien über d. Vegetat. der Hochanden Perus. (Engl. Bot. Jahrb. 37. 1905.)
—, Weitere Mitteilungen usw. (Engl. Bot. Jahrb. 39. 1906.)
—, Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden. (Vegetat. d. Erde. XII. 1911.)
Weddel, H. A., Chloris andina. Bd. I. 1855. Bd. II. 1857.
Zederbauer, E., Vegetationsbilder aus Kleinasien. (Karsten u. Schenk, Vegetationsbilder Reihe III. Heft 6. 1906).

Erklärung der Tafeln.

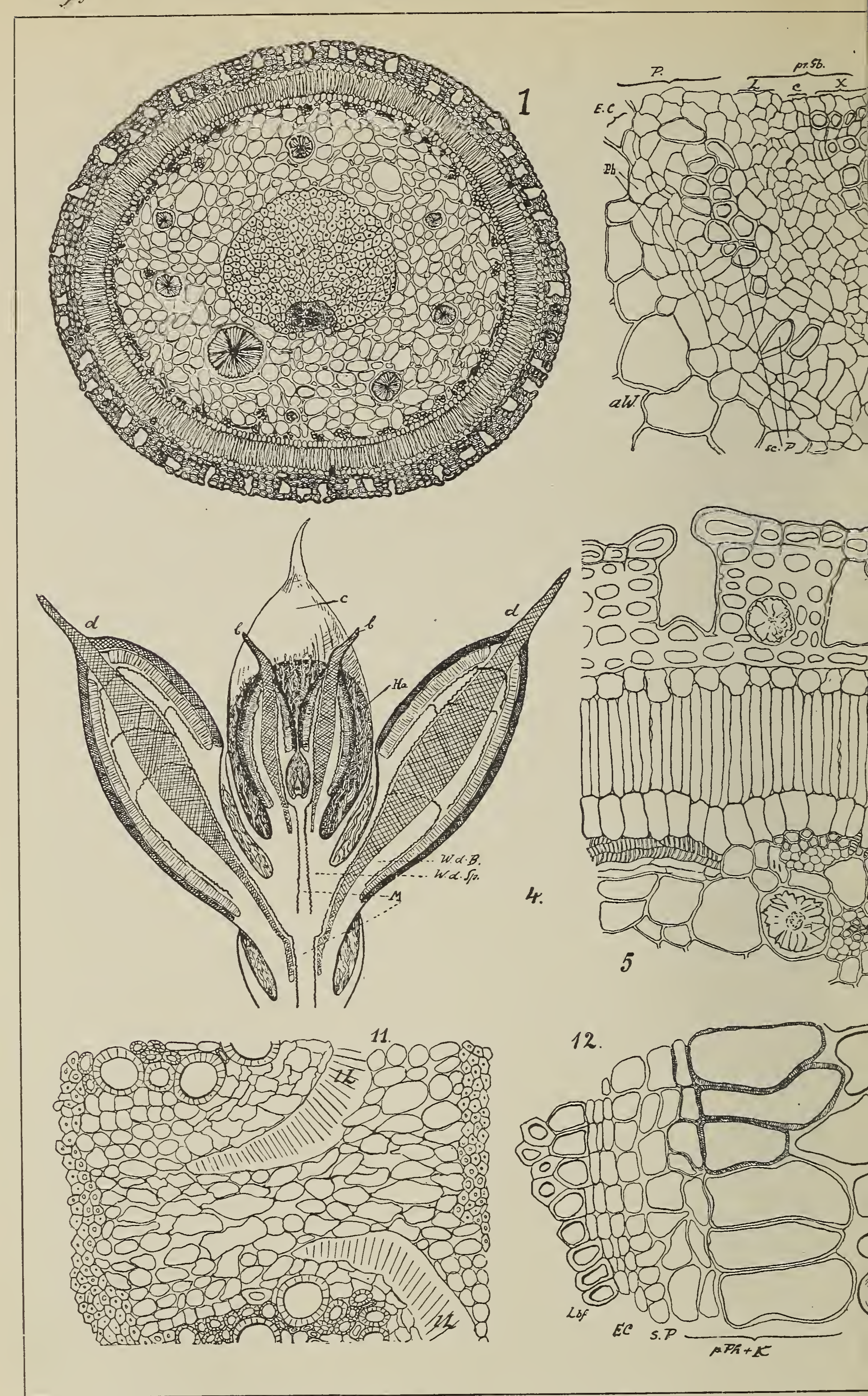
Taf. XII.

1. Sproß, 2½ mal vergr.
2. Losgelöstes Blattpaar, 4mal vergr.
3. Holz, Bau der typischen sekundären Zuwachszonen.
   Lbf Libriform; *lL* leitendes Gewebe des sekundären Parenchyms (Leptom), obliteriert; *aC* altes Cambium, resp. an dessen Stelle getretenes Parenchym oder schwach prosenchymatisch ausgebildetes Gewebe. *P* undifferenziertes sekund. Parenchym; *G* Gefäße; *kG* englumige Gefäße, *T* Tracheiden; *HP* „Holzparenchym"; *MSt* markstrahlenartiges Gewebe. 225 mal vergr.
4. Junge Pflanzen. Zirka ¾ nat. Gr.
5. Sproßbau der jungen Pflanzen, sowie der schlecht belichteten Triebe an der Unterseite der Polster; zirka 3,5 mal vergr.

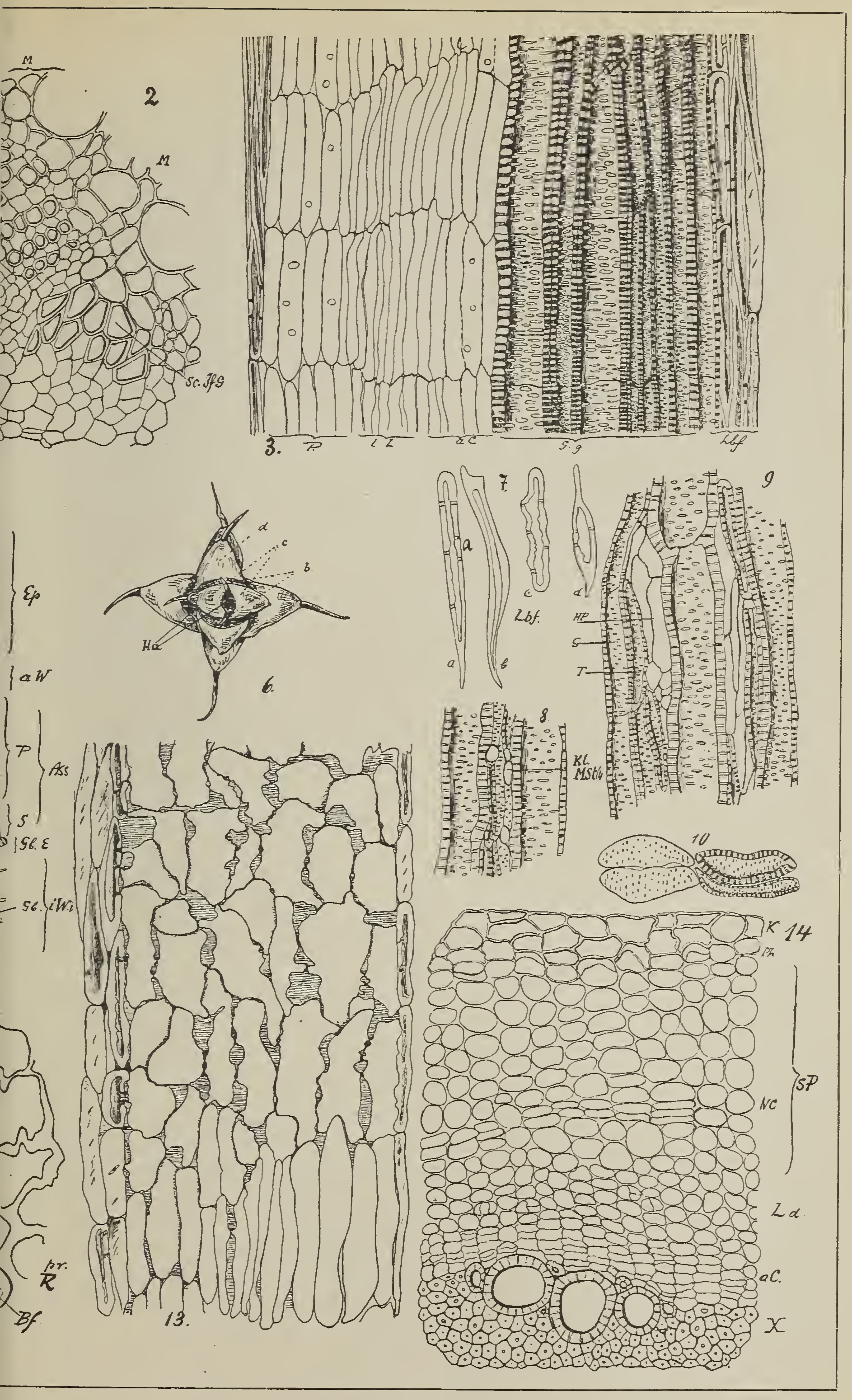

1
2
coll.
3
M.St.
Lbf
P.
iL
a.C
HP
G
4a
4b
4c
5
6
7
8
I.
II.
c
9.
t.P
Lbf
iL
iL







Hans Hauri del.



Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

6. Anordnung der mechanischen Gewebe an den Sproßspitzen; schematisch; Epidermis u. Blattbast schraffiert.
7. Querschnitt durch eine Wurzel in der Nähe des Hypokotyls. Polster zirka 15 cm im Durchmesser; nat. Gr.
8. Querschnitte durch einen Stamm in versch. Höhe. Hell Weichholz, dunkel Kernholz; nat. Gr.
9. Holzquerschnitt. Stelle ähnlich wie cP_3 in Fig. 6 des Texts. *tP* tangentiales Parenchym; *bP* Verbindung von zwei Zuwachszonen durch eine breitere Parenchymzone; *lL* obliteriertes leitendes Leptom; *Lbf* Libriform; 225 mal vergr.

Tafel XIII.

1. Blattquerschnitt im oberen Teil des Blatts; 50 mal vergr.
2. Querschnitt durch den jungen Stengel; *M* Mark; *prGb* primäres Gefäßbündel; *P* Pericykel; *aW* äußeres Wassergewebe der prim. Rinde; *sc. Ifg* Sclerifiziertes Interfasciculargewebe; *scP* sclerifiz. Partie des Pericykels; *EC* extrafasciculäres Cambium; *Ph* (Übergangszellen zwischen Pericykel und äußerem Wassergewebe) Ausgangspunkt des prim. Korks, prim. Phellogen; *L* Leptom der pr. Gb.; *C* Cambium ders.; *X* Xylem ders. (Spiralgef.) 450 mal vergr.
3. Längsschnitt durch eine typisch ausgebildete Zuwachszone im Holz. *Gg* Gefäße u. Tracheiden; *Lbf* Libriform; *P* Parenchym; *lL* leitendes Leptom; *aC* altes Cambium resp. an dessen Stelle getretenes Gewebe; *P, lL* u. *aC* Leptomteil; *Gg* u. *Lbf* Xylemteil; 225 mal vergr.
4. Längsschnitt durch die Sproßspitze; schemat. *a* erstes, *b* zweites, *c* drittes, *d* viertes Blattpaar; *Ha* Haare; *M* Mark; *WdB* Wassergewebe des Blattes; *WdSp* W. des Sprosses (prim. Rinde); dunkel schraffiert: Epidermis; doppelt schraffiert: Blattbast; einfach schraffiert: Assimilat.-Gewebe. Das äußere Wassergewebe (zw. Assimilationsgewebe u. Epidermis ist nicht berücksichtigt).
5. Blattquerschnitt. Partie aus Fig. 1 stärker vergrößert. *Ep* Epidermis; *AW* äußeres Wassergewebe; *Ass* Assimilationsgewebe; *P* Palissadengewebe; *S* Sammelzellen; *GbE* Gefäßbündelendigungen; *Gb* Gefäßbündel im Querschnitt getroffen. *iW* inneres Wassergewebe; Oxalatkristalle; 225 mal vergr.
6. Sproßspitze von oben gesehen. Blattpaare bezeichnet wie Fig. 4. *Ha* Haare; 4 mal vergr.
7. Libriformfasern. Übergänge zu Parenchym-Formen (c. d.).
8. Längsschnitt durch das Holz. *KlMstr* kleine Markstrahlen; 225 mal vergr.
9. Längsschnitt durch das Holz. *HP* „Holzparenchym“; *G* Gefäße; *T* Tracheiden; 225 mal vergr.
10. Eigentümliche Tracheiden (28×80 μ groß).
11. Querschnitt durch die Stelle CP_1 der Text-Fig. 6; 225 mal vergr.
12. Bildung des prim. Korks. Querschnitt durch den jungen Stengel. Bezeichnungen wie Fig. 2; *Bf* Bastfasern der prim. Rinde (pr. R.); *pPh* u. *k.* prim. Phellogen u. Kork; 450 mal vergr.
13. Längsschnitt durch Holz. Stelle der Fig. 6 des Textes bei CP_1. Konjugiertes Parenchym; 225 mal vergr.

Über Stärkegehalt und Geotropismus der Wurzeln von Lepidium sativum und anderer Pflanzen bei Kultur in Kalialaunlösungen.

Von

Arthur Block.

Mit 6 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Im Jahre 1909 erschien nach einer kurzen Mitteilung von Went[1]) eine Arbeit von Fräulein Pekelharing,[2]) die in ihrem letzten Abschnitt schwerwiegende Einwände gegen die Němec-Haberlandtsche Statolithentheorie enthält. Es wird dort behauptet: „Wurzeln, die mittels Kalialaun entstärkt worden sind, können sich, wiewohl sie anscheinend durch die Entstärkung gelitten haben, in vielen Fällen dennoch geotropisch krümmen".[3]) Wäre diese Behauptung auf eindeutige, sichere Versuche basiert, so könnte man die so auffällige Anhäufung von umlagerungsfähiger Stärke in der Columella von Wurzelhauben wohl kaum in der Weise deuten, wie es durch Němec und Haberlandt geschehen ist; die Statolithentheorie müßte fallen. Da diese Theorie sich bis jetzt aber überall bestätigt und vieles Gegensätzliche späterhin zu ihren Gunsten sich geklärt hat, so war eine Nachprüfung der Pekelharingschen Versuche wohl am Platze. Schon Němec[4]) hat eine solche vorgenommen, die nicht zugunsten der Behauptungen Pekelharings ausgefallen ist. Bei der Wichtigkeit des Gegenstandes schien jedoch eine nochmalige, eingehendere Nachprüfung wünschenswert, die ich auf Veranlassung von Professor Haberlandt im Winter-

[1]) Went, F. A. F. C., The inadmissibility of the statolith theory of Geotropism as proved by experiments of Miss C. J. Pekelharing. (Proceed. of the Kon. Akad. v. Wetenschappen Amsterdam. Nov. 1909.)

[2]) Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes von C. J. Rutten-Pekelharing. (Trav. bot. Néerlandais. Vol. VII. 1910.)

[3]) Pekelharing, l. c. p. 95.

[4]) Němec, B., Der Geotropismus entstärkter Wurzeln. (Ber. d. D. Bot. Ges. XXVIII. 1910. 4.)

und Sommersemester 1910/11 im Botanischen Institut der Universität Berlin ausgeführt habe.

II. Kritisches.

Wie bemerkt, ist bisher keine Tatsache bekannt geworden, die mit der Statolithentheorie, welche nunmehr seit 11 Jahren von ihren Begründern vertreten wird, unvereinbar wäre. Aber davon abgesehen, läßt sowohl die Methode, die den Pekelharingschen Versuchen zugrunde liegt, wie auch die Art und Weise ihrer Anwendung von vornherein kritische Zweifel an der Beweiskraft dieser Versuche aufkommen.

Es ist zunächst trotz der Angaben Fluris[1]) und Pekelharings[2]) nicht einzusehen, wie durch Behandlung mit Kalialaun Pflanzen entstärkt werden sollen, ohne im übrigen mehr oder minder weitgehende Schädigung zu erfahren. Man wird doch nur erwarten können, durch Zucht in Kalialaunlösung Pflanzen zu bekommen, die neben verschiedenen anderen krankhaften Erscheinungen (Krüppel-Wachstum usw.) vor allem auch Stoffwechselstörungen und daraus sich ergebende Entstärkung zeigen. Das ist aber ein ganz anderer Erfolg als der von Fräulein Pekelharing angestrebte. Sie wollte ursprünglich normale, gesunde Pflanzen bekommen, die sich nur durch den Stärkemangel von anderen gesunden Pflanzen unterscheiden. Man wird nach dem Gesagten und dem, was Fräulein Pekelharing selbst schreibt, bezweifeln müssen, ob ihr das gelungen ist. Trotz der Kürze der Pekelharingschen Angaben überhaupt sei auf folgende Stellen verwiesen: „Bei jeden hundert gekrümmten Wurzeln war stets eine Anzahl, die gänzlich entstärkt war".[3]) Das heißt: die Entstärkung muß überhaupt selten aufgetreten sein. Ferner: „In einer Lösung von 1 g Kalialaun in 4 l Leitungswasser wurde ein Teil der Wurzeln entstärkt; andere, dünner als die normalen Wurzeln, werden nach einigen Tagen sehr lang und behalten ihre Stärke."[4]) Und: „Wurzeln, die mittels Kalialaun entstärkt worden sind, können sich, wiewohl sie anscheinend durch die Entstärkung gelitten haben, in vielen Fällen dennoch geotropisch krümmen".[5]) Schließlich:[6]) „Auch bei der schwachen Lösung war es vor dem Anfang des Versuches immer notwendig, eine Anzahl traumatotrop gekrümmter Wurzeln zu entfernen". Es scheint also, daß normal lange Wurzeln ohne Stärke gar nicht aufgetreten sind, sondern Entstärkung nur bei kurzen, zurückgebliebenen zu finden war. Da Fräulein Pekelharing also offenbar nur mit kranken Wurzeln gearbeitet hat, muß die Richtigkeit ihrer Behauptung, daß die „positive Reaktion", die sie beobachtete, wirklich eine geotropische

[1]) Fluri: Der Einfluß von Aluminiumsalzen auf das Protoplasma. (Flora. Bd. 99; 1908.)
[2]) Pekelharing, l. c. p. 92.
[3]) Pekelharing, l. c. p. 93.
[4]) Pekelharing, l. c. p. 92.
[5]) Pekelharing, l. c. p. 95.
[6]) Pekelharing, l. c. p. 93.

gewesen ist, sehr bezweifelt werden. Vor allem kann man sich schwer dem Verdacht entziehen, daß bei ihren Versuchen „traumatrope“[1]) Krümmungen für geotropische gehalten worden sind.

Auch die Versuchsmethoden Frl. Pekelharings sind nicht einwandfrei und ihre Angaben darüber leider recht lückenhaft. Vor allem käme es darauf an zu erfahren, wann die Kulturen, in denen entstärkte, geotropisch gekrümmte Wurzeln beobachtet wurden, auf ihren Stärkegehalt geprüft worden sind. Es wäre möglich, daß diese Prüfung, die am sichersten gleich nach eingetretener Krümmung vorgenommen wird, zu spät ausgeführt wurde und daß alsdann Wurzeln, die schon zur Zeit der Krümmung nicht allzuviel Stärke enthielten, bis dahin gänzlich entstärkt waren. Dies ist um so wahrscheinlicher, als die Pekelharingsche Alaunlösung einen Teil der Wurzeln schon nach zwei Tagen gänzlich entstärkt haben soll. Ferner hat schon Němec mit Recht darauf aufmerksam gemacht, daß die Untersuchung der Wurzeln in Chloralhydrat nicht einwandfrei ist, da durch dieses mit der Zeit auch die Stärke angegriffen wird.[2]) Schließlich wäre zu bemerken, daß Pekelharing es unterlassen hat, die entstärkten Wurzeln auf ihre Wachstumsfähigkeit zu prüfen. Hinsichtlich dieses Punktes wäre es auch von Wichtigkeit, zu wissen, ob alle Wurzeln, die umgelegt wurden, erst das Alter von drei Tagen hatten oder ob auch ältere Kulturen, von denen man noch sicherer vermuten könnte, daß sie ausgewachsen waren, umgelegt wurden. Schließlich ist zu bemerken, daß die Zucht der Wurzeln in zylindrischen Gefäßen ev. zu Irrtümern führt, da in denselben die Gestalt der Wurzeln dem Auge des Beschauers verzerrt erscheinen kann.

III. Eigene Versuche mit Lepidium sativum.

A. **Methodisches.**

Die eigenen Versuche wurden ebenfalls zunächst ausschließlich mit *Lepidium sativum* ausgeführt. Die Samen wurden nach vorherigem fünf- bis sechsstündigem Quellen auf nicht appretiertem Mull ausgesät, der bei den ersten Versuchen über kleine Zylinder mittels Garn gespannt war. Die weitere Versuchsanordnung war dieselbe wie bei Frl. Pekelharing.[3]) Es wurden also die mit den Samen beschickten Gefäße in Glaswannen gestellt und diese so weit gefüllt, daß die Lösung die Samen eben erreichte. Mull, Wannen, Gefäße und Zylinder wurden vor Benutzung mehrmals mit warmem Wasser ausgespült. Die Abwägungen von Salzen sind bis auf 0,01 g genau. Die Wannen waren mit Glasscheiben bedeckt und alle Kulturen wurden bei ca. 18° C. im Dunkeln aufgestellt. Es wurde chemisch reiner, wasserfreier Kalialaun benutzt.

---

[1]) Die Unzulässigkeit dieser Bezeichnung für die von Pekelharing beobachteten abnormalen Krümmungen wird später erörtert werden.

[2]) Němec, 1910. l. c. p. 112.

[3]) l. c. p. 92, 93.

Hinsichtlich der Anlage der Kulturen wäre noch weiter zu bemerken, daß ein Teil derselben nicht in Zylindern, sondern in parallelepipedischen Gefäßen gezogen wurde. Dieselben wurden mit ihren Längswänden an die Längswände der großen Glaswanne gestellt und die Samen dicht an den Längswänden entlang ausgesät. Es war so möglich, die Wachstumsfähigkeit festzustellen, indem außen an die Glaswanne mittels Maskenlack Marken angebracht wurden. Die Methode ist zwar ziemlich roh, aber es war auf diese Weise doch möglich, wenigstens normal wachsende Wurzeln von nicht oder kaum mehr wachsenden zu unterscheiden. Die Wurzeln und Hypokotyle wurden auf ihren Stärkegehalt sämtlich in wässeriger Jod-Jodkaliumlösung geprüft. Von den Hypokotylen wurden dazu Handlängsschnitte angefertigt, die Wurzelspitzen wurden abgeschnitten und unter dem Deckglas etwas gequetscht. Diese Methode gestattet eine größere Anzahl Wurzeln schnell zu untersuchen und ist nach einiger Übung sehr sicher, da beim Quetschen die stärkehaltige Kolumella durch das Auseinanderweichen der Außenschichten meist frei zu liegen kommt. Vereinzelt auftretende Stärkekörner könnten bei dieser Art der Untersuchung ev. übersehen werden, doch war, wie sich aus dem Resultat der Versuche ergeben wird, eine genauere Prüfung nicht nötig. Sämtliche Wurzeln wurden gezeichnet und ihre Länge auf Millimeterpapier gemessen.

B. **Experimentelles.**

1. Wachstum und Stärkeverteilung.

Um zunächst die entstärkende Wirkung von Alaunlösung überhaupt zu prüfen, wurden vergleichsweise folgende Kulturen von *Lepidium sativum* gezogen: in Leitungswasser, in Knopscher Nährlösung (mit Leitungswasser angesetzt), in einem Gemisch von Erde und Sägespänen, in destilliertem Wasser, in einer Lösung von $^1/_4$ $^0/_{00}$ Alaun in Leitungswasser, schließlich in einer gleich konzentrierten Lösung von Alaun in destilliertem Wasser. Beobachtet wurden bis zum Alter von 10 bis 11 Tagen in jeder Kultur 50 bis 70 Wurzeln. Die Resultate sind auf Tabelle 1 verzeichnet, in welcher die täglichen Längen einem Durchschnitt von je 5 bis 10 wahllos entnommenen Wurzeln entsprechen und die Zahlen in den Kolumnen „Stärkegehalt", „Krumme Wurzeln", „Dicke Wurzeln" und „Normale Wurzeln" Prozente der in der Beobachtungszeit von 2 bis 10 Tagen in jeder Kultur überhaupt untersuchten Wurzeln (s. o.) bedeuten.

Die durchschnittlichen Längen sollen natürlich nur einen ungefähren Überblick geben und können keinen Anspruch auf wirkliche Genauigkeit machen, da die individuellen Schwankungen diesbezüglich sehr groß (s. auch Pekelharing, l. c. p. 92) und die Zahlen, aus denen der Durchschnitt gewonnen wurde, sehr klein sind. Immerhin geht aus den angegebenen Längen deutlich hervor, daß nur die Kulturen in destilliertem Wasser und in $^1/_4$ $^0/_{00}$ Alaunlösung in destilliertem Wasser eine starke Wachstumshemmung

zeigen, besonders die letzteren, bei welchen sich zu der schädlichen Wirkung des destillierten Wassers die des Kalialauns hinzugesellt. Die schädigende Wirkung dieser beiden Flüssigkeiten geht auch aus den Angaben über den hohen Prozentsatz der darin enthaltenen stark oder ganz entstärkten und krummen Wurzeln hervor. Vergleichen wir diesen Prozentsatz und die Längen dagegen bei den Kulturen in Knopscher Lösung, Leitungswasser und $^1/_4$ ‰ gewöhnlicher Alaunlösung, so können wir hier keine merklichen Unterschiede feststellen. Wichtig ist, daß 1. eine gewisse entstärkende Wirkung auch der Nährlösung und dem Leitungswasser

Tabelle 1. Wurzeln von *Lepidium sativum*.

Kultur in	Durchschnitts-Längen in mm							Stärkegehalt % d. Wurzeln			Krumme Wurzeln %	Dicke Wurzeln %	Normale Wurzeln %
	2. Tag	3. Tag	4. Tag	6. Tag	7. Tag	9. Tag	10. Tag	0	wenig	reichlich			
einem Gemisch von Erde u. Sägespänen	5	12	28	36	40	57,7	42,2	8	—	92	8	—	92
Knopscher Nährlösung	4,5	7,6	14,7	—	20	26,5	—	—	40	60	24	14	64
Leitungswasser	4,3	11,6	25,3	40	39	43,3	61,7	3	30	67	18	14	72
$^1/_4$ ‰ Alaunlös. in Leitungswasser	4,5	9,8	14,7	20	32	34,3	34	5	22	72	24	21	62
Destilliert. Wasser	6,2	8,8	9,3	7,2				14	33	53	57	nicht gezählt	nicht gezählt
$^1/_4$ ‰ Alaunlös. in destill. Wasser	6,2	4,6	5,4	6				33	47	20	70	22	7

zukommt und daß sich 2. diese Wirkung nicht merklich von der einer schwachen Alaunlösung unterscheidet. Daß stärkere Alaunlösungen anders wirken, wird sich später zeigen. Es sei auf diese Tatsache besonders aufmerksam gemacht, weil Frl. Pekelharing auch mit einer $^1/_4$ ‰ Lösung gearbeitet hat. Sie hat hier Entstärkung beobachtet; nach dem vorhergehenden ist es aber gar nicht sicher, ob daran der Kalialaun schuld war oder die Kultur in Wasser, da diese ja in gleicher Weise den Stärkegehalt der Wurzeln herabsetzt. Letzteres wird uns besonders deutlich, wenn wir die Kultur in Erde zum Vergleich heranziehen. In dieser waren wohl auch einige Exemplare stärkefrei, gleichzeitig aber auch krumm (nicht geotropisch); alle übrigen Wurzeln enthielten

dagegen gleichmäßig sehr reichlich Stärke. Es geht daraus klar hervor, daß durch die Kultur in Wasser an und für sich (als einem den Erdpflanzen ungewohnten Medium) ein gewisser Prozentsatz der Wurzeln geschädigt und weitgehend entstärkt wird.

Im Anschluß an die Besprechung der Kultur in ¹/₄ ⁰/₀₀ Alaunlösung, die zwecks genauer Nachprüfung der Pekelharingschen Resultate mehrfach angesetzt wurde, sei gleich auf eine Erscheinung hingewiesen, die bei Frl. Pekelharings Versuchen nicht aufgetreten zu sein scheint oder von der sie wenigstens keine Erwähnung macht. Jede Lösung von Alaun in der angegebenen Menge Leitungswasser ließ eine starke, weiße Trübung erkennen, die sich nach einigen Stunden als Fällung zu Boden setzte. Das gleiche wurde seinerzeit auch von Haberlandt bei einer kurzen Nachprüfung der Pekelharingschen Versuche in Graz beobachtet. Da die Fällung nicht beim Lösen in destilliertem Wasser auftritt, so muß dieselbe durch Stoffe bedingt sein, die im hiesigen Leitungswasser gelöst sind. Aus einer mir vom Städt. Untersuchungs-Amt freundlichst mitgeteilten Analyse desselben sei folgendes angeführt:

Härtegrad	10
Chlor	19,5
Oxydierbarkeit ($KMnO_4$)	16,1
Entsprechend Sauerstoff	4,1
Eisen	0,04

Wahrscheinlich handelt es sich also um eine hydrolytische Spaltung des Aluminiumsalzes, die durch den hohen Härtegrad und Chlorgehalt des Wassers bedingt ist, so daß die Fällung wohl als ein Hydrat des Aluminiums anzusehen ist. Jedenfalls macht dieser Umstand eine genaue Nachprüfung der Pekelharingschen Versuche überhaupt illusorisch, denn das Leitungswasser ist überall anders beschaffen und demgemäß wird sich auch die Beschaffenheit einer gleich konzentriert angesetzten Alaunlösung ändern. Daß sich in meinen Versuchen die Wurzeln in Leitungswasser und ¹/₄ ⁰/₀₀ Alaunlösung fast gleich verhielten, ist vielleicht auch darauf zurückzuführen, daß die Hauptmenge des Aluminiums ausgefallen war.

Vor allem handelt es sich uns bei diesen Versuchen um die Entstärkung der Wurzeln und wir wollen daher die Stärkeverteilung in den verschiedenen Lösungen und zu den verschiedenen Zeiten näher verfolgen. Gleich, wenn die Wurzeln 2 Tage alt sind, ist der große Unterschied zwischen den in Erde und den in Lösung gewachsenen gegeben: bei jenen ist die ganze Wurzelhaube mit Stärke vollgepfropft, diese enthalten Stärke stets nur in den jüngeren Kolumellapartien. (S. Tab. 2.)

Doch ist auffallender Weise in Wurzeln, die in stärker schädigenden Lösungen gewachsen waren, am 2., seltener auch noch am 3. Tage mehr Stärke vorhanden, als bei den in Leitungswasser oder Knopscher Nährlösung gezogenen. In den höher konzentrierten Alaunlösungen wie auch bei den Kulturen in destilliertem Wasser geht der Stärkegehalt dann schon am 3., spätestens 4. Tage hinter dem der in Leitungswasser gewachsenen zurück und es ist ein hoher Prozentsatz entstärkt. Die in ¹/₄ ⁰/₀₀ Alaun-Leitungswasser-

lösung gezogenen Wurzeln dagegen haben nach 4 Tagen ebensoviel Stärke wie die in Leitungswasser oder Knopscher Lösung. Mit Ausnahme einiger zurückbleibender, entstärkter Wurzeln findet nun in diesen 3 Kulturen normales Wachstum und allmähliche Zunahme der Stärke statt, und nach 9—11 Tagen sind die Wurzelspitzen fast ebenso vollgepfropft mit Stärke wie die gleichaltrigen in Erde gewachsenen. Das Beobachtungsmaterial, in Form der Tabelle 2 zusammengefaßt, läßt die geschilderten Verhältnisse erkennen. Man sieht also daraus, daß, wenn die anfängliche Schädigung der in Lösung gekeimten Samen nicht zu groß ist, wie in den Leitungswasser-, Nährlösung- oder $^1/_4$ ‰ Alaunkulturen, diese Wurzeln allmählich die Schädigung überwinden. und ziemlich in den normalen

Tabelle 2. *Lepidium sativum.*

Kultur in	Durchschnittlicher Stärkegehalt d. Wurzeln im Alter von 2—9 Tagen. + bedeutet reichlicher, — geringer Stärkegehalt					
	2 Tage	3 Tage	4 Tage	6 Tage	7 Tage	9 Tage
einem Gemisch von Erde und Sägespänen	+	+	+	+	+	+
Knopscher Nährlösung	—	+	—	+	+	+
Leitungswasser	—	—	+	+	+	+
$^1/_4$ ‰ Alaunlösung in Leitungswasser	+	+	+	+	+	+
destilliertem Wasser	+	+	—	—	—	
$^3/_4$ ‰ Alaunlösung	+	—	—	—		
1 ‰ Alaunlösung	+	—	—	—		
$^1/_4$ ‰ Alaunlösung in destilliertem Wasser	—	—	—	—	—	

Zustand übergehen; andernfalls verkümmern sie nach wenigen Tagen.

Für die auffallende Tatsache, daß nach 2—3 Tagen die in den giftigeren Lösungen gezogenen Wurzeln mehr Stärke enthielten als die in der Leitungswasser- oder $^1/_4$ ‰ Alaunlösung, läßt sich eine bestimmte Erklärung nicht abgeben; doch könnte man vermuten, daß bei Kultur in starken Lösungen, die das Wachstum rasch hemmen, es aus diesem Grunde zunächst zu Stoffanhäufung in der Wurzelspitze kommt. Wird dann auch die Stoffleitung von den Kotyledonen her gestört, so tritt, da die vorhandene Stärkemenge bald verbraucht werden dürfte, Stärkemangel ein.

Die Untersuchungen wurden zum Teile auch auf die Hypokotyle der Lepidium-Pflanzen ausgedehnt. Die Resultate sind in Tabelle 3 enthalten und lassen sich kurz dahin zusammenfassen, daß die Beeinflussung der Hypokotyle durch die verschiedenen Lösungen eine weit geringere ist als die der Wurzeln.

Tabelle 3. *Lepidium sativum.*

Kultur in	Durchschnitts-Längen des Hypokotyls in mm							Stärkegehalt d. untersuchten Hypokotyle. Alter 2—9 Tage.		
	2. Tag	3. Tag	4. Tag	6. Tag	7. Tag	9. Tag	10. Tag	Zahl d. unters. Hypok.	zieml. reichl. Stärke	sehr reichl. Stärke
einem Gemisch von Sägespänen und Erde	4,7	8,5	13	21,5	23,5	35	37,3	12	10	2
Knopscher Nährlösung	1,8	4,8	12,2		38,3	43		13	13	
Leitungswasser	1,9	5	6,8	27,6	34,4	38,3	42,7	13	12	1
$^1/_4$ ‰ Alaunlös. i. Leitungswasser	2,5	5	13	19,1	39,4	43,3	36,7	16	16	
$^1/_4$ ‰ Alaunlös. in destilliertem Wasser	2,2	2,9	3,9	9				8	3	5
$^1/_2$ ‰ Alaunlös. i. Leitungswasser								6	2	4
$^3/_4$ ‰ Alaunlös. i. Leitungswasser								11	2	9
destilliert. Wasser	1,8	7,2	9	12,2						

Dies folgt einmal aus den mittleren Längenangaben, die in derselben Weise gewonnen wurden wie die Wurzellängen auf Tabelle 1 (siehe p. 425), andererseits aus dem Stärkegehalt, der bis zu einem gewissen Alter in allen Fällen ein reichlicher war. Immerhin ist auch bei den Hypokotylen die Wachstumshemmung in den giftigen Lösungen eine deutliche und auch hier zunächst mit einer auffälligen Anhäufung von Stärke verbunden. Später trat in allen Fällen eine durch das Wachstum im Dunkeln bedingte völlige Entstärkung der Hypokotyle bis auf die auch dann noch stärkeführende oberste Region ein. Die Stärkeabnahme war bei den in Erde gewachsenen Pflanzen sehr gleichmäßig am 10. Tage, bei den in Leitungswasser, in Knopscher und $^1/_4$ ‰ Alaunlösung gewachsenen am 9.—10. Tage, bei den in konzentrierteren Alaunlösungen gezogenen vielfach schon früher zu bemerken.

Wie erwähnt, hatte die $^1/_4$ ‰ Alaunlösung bei den Wurzeln keinen stärkeren Einfluß auf die Entstärkung als das bloße Leitungswasser; nur blieben die Wurzeln gegenüber letzterer Kultur etwas im Wachstum zurück und zeigten häufiger Verdickung und unregelmäßige Krümmung (vergl. Tab. 1). Da die Wirkung der $^1/_4$ ‰-Lösung also (vielleicht infolge der erwähnten Fällung) nicht der Pekelharingschen $^1/_4$ ‰-Lösung gleichkam, wurden Versuche mit höher konzentrierten Alaunlösungen unternommen. Wie Tabelle 4, die aus Beobachtungen an insgesamt etwa 130 Wurzeln zusammen-

gestellt ist, zeigt, wächst nun in der Tat die entstärkende Wirkung mit der Konzentration der Alaunlösung.

Tabelle 4. *Lepidium sativum.*

Kultur in	Durchschnitts-Längen der ganzen Pflanzen in mm				Stärkegehalt % der Wurzeln			Krumme Wurzeln	Dicke Wurzeln
	2. Tag	3. Tag	4. Tag	6. Tag	0	wenig	zieml. reichl.	%	%
1/4 % Alaunlösung	7,2	14,7	27,7	41,8	5	22	72	24	21
1/2 % Alaunlösung	10,5	17,5	37,3	50	6	44	50	19	31
3/4 % Alaunlösung	6,5	10,6	15,2	27,3	16	44	40	76	
1 % Alaunlösung	8,5	11,8	11		46	39	15	69	69

Es zeigt sich dabei aber, daß die Sistierung des Längenwachstums, Krummheit und Dicke, alles Anzeichen allgemeiner Abnormalität, im gleichen Verhältnis zunehmen, wie aus der Tabelle ersichtlich ist. Diese abnormen Erscheinungen treten aber gerade an den Wurzeln auf, die ganz oder fast ganz entstärkt sind, wie aus Tabelle 5 entnommen werden kann. Die Kulturen wurden mindestens bis zum Alter von 6 Tagen, meist bis zu 10 Tagen beobachtet; ausgenommen ist die 1 ‰-Alaunlösung, in der die Wurzeln nur bis zum Alter von 4 Tagen beobachtet wurden. Unter „mißgebildeten" sind solche verstanden, die zu kurz, zu dick oder krumm (fast stets fällt mehreres davon zusammen) sind, und es zeigt sich also, daß diese mißgebildeten unter den entstärkten stets 67—100%, im Durchschnitt 83.5% ausmachen.

Wohl verstanden bezieht sich dies auch auf die wenig schädigende Leitungswasser- und 1/4 ‰-Alaunkultur; auch hier sind die entstärkten fast immer kurz und krank, so daß wir das Ergebnis erhalten, daß von den 101 ganz oder fast ganz entstärkten Wurzeln, die unter 421 untersuchten aufgetreten sind, nur 11 normal entwickelt waren. Daneben muß der geringe Prozentsatz der gänzlich entstärkten auffallen; denn man sollte meinen, daß, wenn überhaupt Kalialaunkultur zur Stärkelösung führt, diese wenigstens in den konzentrierteren Lösungen überall einträte. Es fanden sich aber nur 50 Wurzeln unter den 421 (also 11%), die wirklich gar keine Stärke hatten. Diese kämen allein einwandfrei für die Pekelharingschen Versuche in Betracht, wenn sie nicht fast durchweg weitgehend deformiert gewesen wären. Zur Prüfung des geotropischen Verhaltens können nur die Kulturen verwendet werden, in denen wenigstens der Durchschnitt der Wurzeln annähernd normal ist, wie die Kulturen in Leitungswasser

oder in $^1/_4$—$^1/_2$‰-Alaunlösung. In diesen übersteigt die Zahl der völlig entstärkten aber nicht 10% und von letzteren ist nur ein Bruchteil normal entwickelt. Aus dem eben mitgeteilten ergibt sich, daß die Methode des Entstärkens mittels Kalialaun sehr unverläßlich ist und sich kaum dazu eignet, zur Prüfung der Statolithentheorie verwendet zu werden. Auch wird man der Angabe Pekelharings[1]), daß man den Wurzeln a priori ansehen kann, ob sie Stärke enthalten oder nicht, einigen Zweifel entgegensetzen

Tabelle 5. *Lepidium sativum*-Wurzeln.

Kultur in	Zahl der untersuchten Wurzeln	Ganz oder nahezu entstärkte Wurzeln			Unter den entstärkten waren mißgebild.	
		keine Stärke	Spuren von Stärke	zusammen (% der untersuchten)	Anzahl	Prozent
Leitungswasser	107	4	11	15 (13 %)	11	73
$^1/_4$‰ Alaunlösg. i. Leitgsw.	131	11	7	18 (14 %)	14	78
$^1/_2$‰ Alaunlösg. i. Leitgsw.	43	1	2	3 (7 %)	2	67
$^3/_4$‰ Alaunlösg. i. Leitgsw.	39	8	5	13 (33 %)	11	85
1‰ Alaunlösg. i. Leitgsw.	20	9	4	13 (65 %)	13	100
dest. Wasser	21	2	5	7 (33,3 %)	7	100
$^1/_4$‰ Alaunlösg. in dest. Wasser	60	15	17	32 (54 %)	32	100
Summe	421	50	51	101	90	

müssen, wenn man die weitgehenden individuellen Verschiedenheiten im Stärkegehalt aus der Tabelle 6 entnimmt.

In allen in Lösung gewachsenen Wurzeln lassen sich in der Spitze mit Jod braunrot gefärbte Körnchen oder Tröpfchen erkennen. Diese Inhaltskörper treten um so reichlicher auf, je mehr die sich mit Jod blauschwarz färbende Stärke verschwindet; in stärkelosen Wurzeln sind sie stets reichlich vorhanden. Allem Anschein nach handelt es sich dabei um ein Umwandlungsprodukt der Stärke, vielleicht zunächst um Amylodextrin. Die Umwandlung scheint dann aber noch weiter zu gehen, denn ein Teil dieser Inhalts-

[1]) l. c. p. 94.

körper, besonders diejenigen, welche deutliche Tröpfchenform erkennen lassen, färben sich mit Sudan III sehr intensiv und lösen sich in Äther auf. Eine nähere chemische Untersuchung dieser Körperchen wurde nicht vorgenommen, doch wurde stets beobachtet, daß sie sich an den physikalisch unteren Zellwänden ansammeln. Sie sind also spezifisch schwerer als das Plasma und könnten daher natürlich auch als Statolithen fungieren.

Tabelle 6. *Lepidium sativum*-Wurzeln.

Die aus je 2 Kulturen insgesamt beobachteten Wurzeln	Stärkegehalt					
	0	sehr wenig	wenig	zieml. reichl.	reichl.	sehr reichl.
Leitungswasser 4 Tage alt; 13 Wurzeln	1	2	1	5	3	1
$^1/_4$ ‰ Alaunlösung 6 Tage alt; 8 Wurzeln	1	1	1	2	1	2
$^1/_2$ ‰ Alaunlösung 3 und 4 Tage alt; 9 Wurzeln		2	2	5		
$^3/_4$ ‰ Alaunlösung 4 Tage alt; 12 Wurzeln	1	2	5	4		
$^1/_4$ ‰ Alaunlösung in dest. Wasser 4 Tage alt; 9 Wurzeln	2	1	4	1		1

Trotzdem sich also aus allen diesen Gründen die Pekelharingsche Methode nur wenig zur Prüfung der Statolithentheorie eignet, wurden doch zahlreiche Versuche über das geotropische Verhalten der in Lösung gezogenen Wurzeln angestellt, die nunmehr beschrieben werden sollen.

2. Das geotropische Verhalten.

a) Beobachtungen an aufrechten Kulturen.

Was zunächst die primäre Wachstumsrichtung der Wurzeln in den aufrecht stehenden Kulturen betrifft, so war selbst in nicht allzu sehr geschädigten Kulturen nicht immer ein deutlicher positiver Geotropismus zu erkennen. Dies geht aus den Fig. 1—3 deutlich hervor. Die Figuren wurden nach 2—3 Tage alten in der Wanne befindlichen Pflanzen gezeichnet. Diese lassen nach 3 Tagen meist 2 deutliche Krümmungen erkennen (Leitungswasser und $^1/_4$ ‰ Alaunkultur): die eine liegt in der Nähe der Wurzelspitze und ist oft schon am 2. Tage sichtbar und in den in Kalialaun befindlichen Kulturen viel ausgeprägter. Wie namentlich diese letzteren Kulturen zeigen, handelt es sich hierbei um eine traumatische Krümmung (nicht um Traumatotropismus, wie Frl. Pekelharing sich ausdrückt; denn da die Alaunlösung allseitig

wirkt, kann von einem Tropismus nicht die Rede sein). Die 2. Krümmung findet sich viel weiter oben und hat mit dem Einfluß

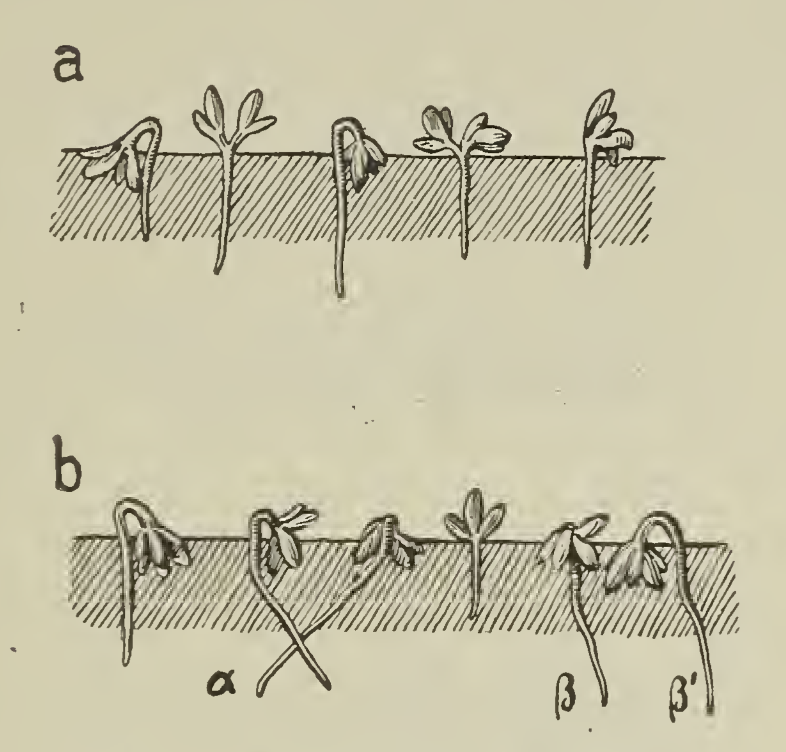


Fig. 1. Kultur in Leitungswasser.
a) 2 Tage alt. b) 3 Tage alt.

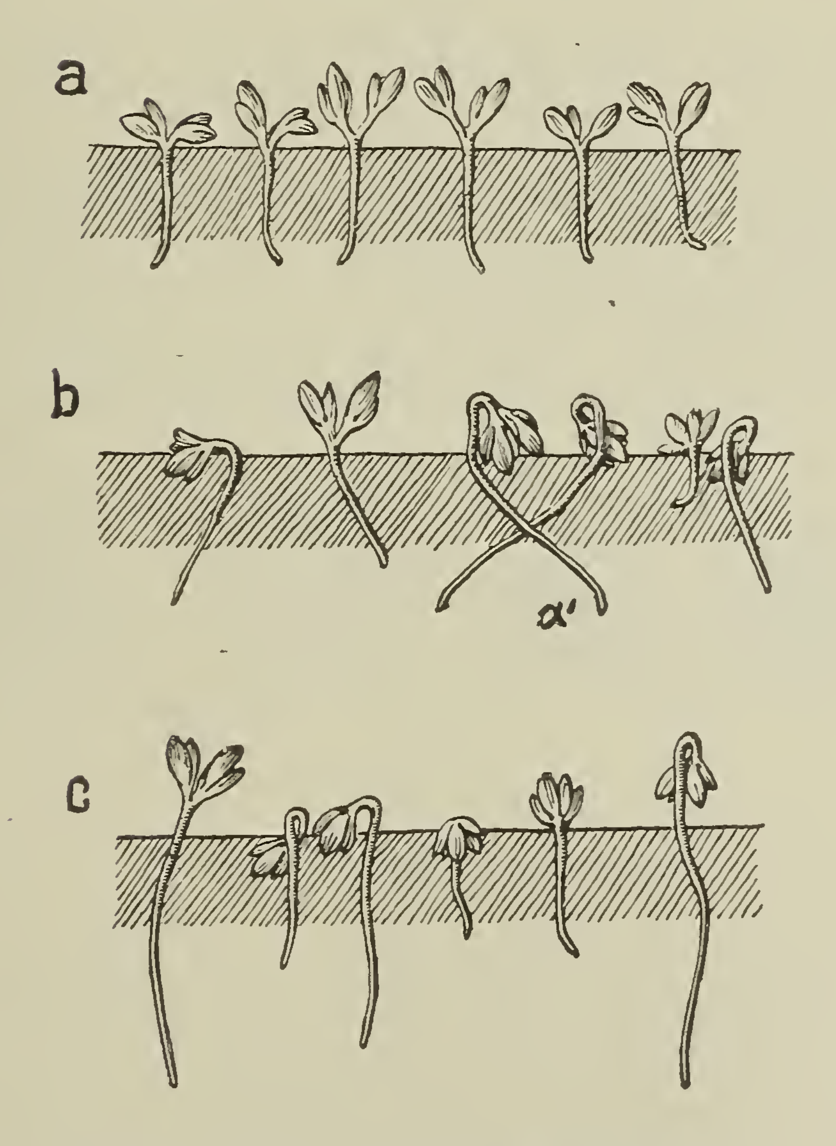


Fig. 2. Kultur in $^1/_4\,{}^0/_{00}$ Alaunlösung.
a) 2 Tage alt. b) 3 Tage alt. c) 3 Tage alt.

der Lösung gar nichts zu tun. Sie ist lediglich bedingt durch das Verhalten des Hypokotyls, das zuerst positiv geotropisch ist und

nachher negativ geotropisch wird.[1]) Da nun die Kotyledonen anfänglich meist im Schleime der Samenschalen am Mull festkleben, wird die normal negativ geotropische Aufrichtung der Hypokotyle verhindert und die Folge davon ist, daß das unter dem Mull befindliche Stück des Hypokotyls sich aufkrümmt und in eine schräge Lage übergeht (s. Fig. 4). Derart werden auch die Wurzeln in schiefe Lagen gebracht, die aber auf keinen Fall durch traumatischen

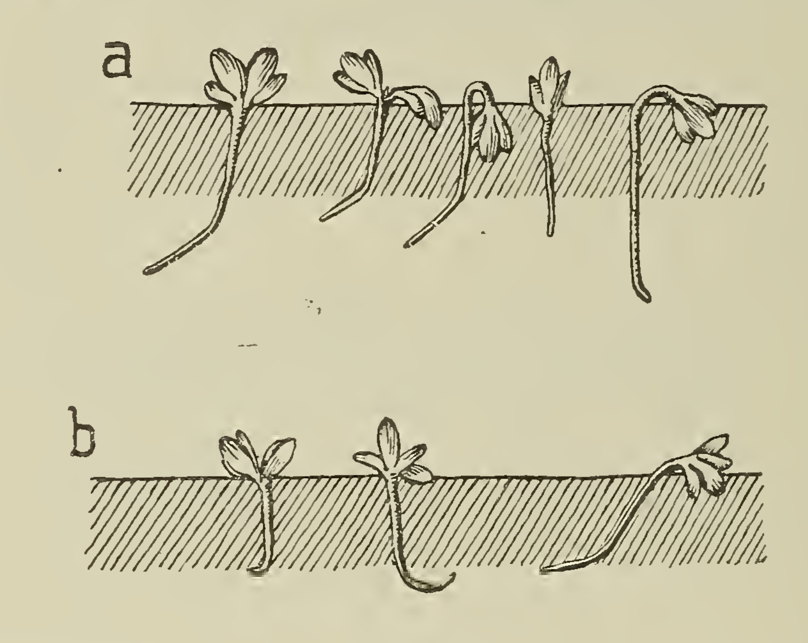


Fig. 3.
a) Kultur in 1 ‰ Alaunlösung; 3 Tage alt. b) Kultur in ¼ ‰ Alaunlösung in dest. Wasser; 3 Tage alt.

Reiz erklärt werden dürfen, wie es Frl. Pekelharing vielleicht getan hat, weil sie sagt:[2]) „Meistens .... reagieren die Wurzeln mit Hinwegkrümmung aus der Lösung“. Als traumatische Reaktionen kommen nur die hakenförmigen Krümmungen an der Spitze in Betracht. Es kann nun, wie schon eingangs erwähnt wurde (S. 424),

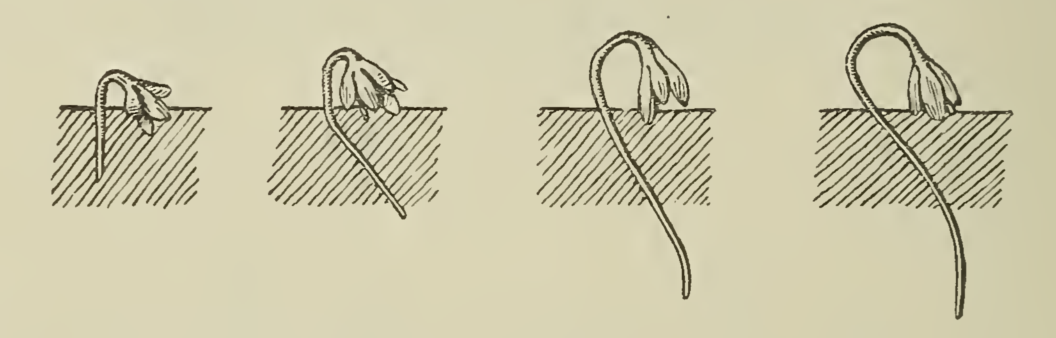


Fig. 4.

die Vermutung nicht unterdrückt werden, daß derartige Krümmungen von Frl. Pekelharing für geotropische Krümmungen gehalten worden sind. Man vergleiche z. B. in Fig. 1b und 2b die Wurzeln α, α' und β, β'. Die Fälle β und β' zeigen, wie das Hypokotyl 2 und 3 Tage nach der Keimung die Wurzeln infolge seines Geotropismus schief stellt und so dieselben veranlaßt, mit einer andauernd

---

[1]) Schütze, R., Über das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledons. (Jahrb. f. wiss. Bot. XLVIII.)

[2]) l. c. p. 92.

schwachbogigen Krümmung in die geotropische Normallage zurückzukehren. So hatten denn auch in Leitungswasser die Mehrzahl der Wurzeln nach 3 Tagen die Gestalt der Wurzeln β und β'. Andererseits wird man kaum geneigt sein, die scharfe Krümmung nahe der Spitze der Wurzeln α, α' als eine geotropische Reaktion zu betrachten, denn wie Fig. 2a zeigt, treten solche hakenförmigen Krümmungen in der $^1/_4$ $^0/_{00}$-Alaunlösung zunächst regellos, jedoch durchaus entgegen der Schwerkraftrichtung auf und werden, wie aus der Fig. 2b zu entnehmen ist, erst durch die Schiefstellung des Hypokotyls in die Lage senkrecht nach abwärts gebracht; in dieser täuschen sie dann freilich leicht geotropische Krümmungen vor, von welchen sie sich in dieser Lage wirklich schwer unterscheiden lassen; doch gibt wohl das eben geschilderte Zustandekommen dieser Krümmungen einen ziemlich sicheren Beweis dafür, daß es keine geotropischen sind. Die beiden Typen α und β konnten in weniger geschädigten Kulturen stets beobachtet werden und sind ein Beispiel dafür, wie schwer es im gegebenen Falle ist, geotropische von traumatischen Krümmungen zu unterscheiden. In den Lösungen von höherem Alaungehalt und in destilliertem Wasser treten die hakenförmigen Krümmungen fast regelmäßig auf und sind, wie die Abbildungen (Fig. 3 a, b) erkennen lassen, noch weit auffallender.

Das Bild ändert sich nun völlig, wenn wir ältere Kulturen betrachten. In einem Alter von 6—8 Tagen sind die Pflanzen in den stärkeren Alaunlösungen infolge weiterer traumatischer Reaktionen meist ganz krumm und schief und nicht mehr wachstumsfähig, die Wurzeln in Leitungswasser und $^1/_4$ $^0/_{00}$-Alaunlösung dagegen schön senkrecht nach unten gewachsen; die eigentümlichen hakenförmigen Krümmungen der Spitze sind an ihnen nirgends mehr zu finden, offenbar weil sich die Wurzeln, wie schon früher erwähnt (S. 428), späterhin an ihr Medium gewöhnen. Die mitgeteilten Beobachtungen können somit folgendermaßen zusammengefaßt werden: 1. Auch in Lösungen wenig schädigenden Einflusses zeigen zahlreiche Wurzeln traumatische Krümmungen. 2. Diese sind in gewissen Fällen schwer von geotropischen Krümmungen zu unterscheiden, 3. Sie verschwinden in diesen Kulturen an 4—5 Tage alten Keimlingen.

War schon früher darauf hingewiesen worden, daß bei den Pekelharingschen Experimenten traumatische Krümmungen vielleicht mit geotropischen verwechselt wurden, so gewinnt dies noch an Wahrscheinlichkeit, wenn wir jetzt darauf aufmerksam machen, daß sie die Pflanzen „erst am 3. Tage geotropisch reizte".[1]) Der 3. Tag aber ist gerade der, wo, wie gezeigt wurde, die traumatischen Krümmungen in allen wenig schädigenden Kulturen am häufigsten auftreten, während sie nachher verschwinden, so daß sich also spätere Tage für geotropische Versuche viel besser eignen würden. Es ist also nach allem nicht zu bezweifeln, daß bei den

---

[1]) l. c. p. 94.

Versuchen Pekelharings der Prozentsatz entstärkter, nicht traumatisch gekrümmter Wurzeln ein sehr geringer war.

An dieser Stelle seien noch die Beobachtungen nachgeholt, die an abnorm dicken Wurzeln gemacht wurden. Diesen wurde stets eine besondere Aufmerksamkeit geschenkt, weil sie auch in der Pekelharingschen Arbeit eine besondere Stelle einnehmen. Wir lesen nämlich bei Pekelharing[1]), daß entstärkte Wurzeln sich durch das etwas abnormale Dickenwachstum auszeichneten, wodurch sie zur Zeit der Reizung als entstärkt identifiziert werden konnten (vergl. die Notiz darüber S. 431). Durch die Beobachtungen an diesen Wurzeln glaubt also Fräulein Pekelharing dem Einwand zu entgehen, daß ihre gekrümmten, stärkelosen Wurzeln zur Zeit der Krümmung noch Stärke gehabt haben könnten. Tabelle 7 zeigt uns den verschiedenen Stärkegehalt in den beobachteten, abnormal dicken Wurzeln.

Tabelle 7. *Lepidium sativum.*

Stärkegehalt von 99 dicken Wurzeln.

Alter	wenig	normal	sehr reichlich
2—3 Tage	9	8	15
4—6 Tage	20	18	8
7—10 Tage	7	14	
Summe	36	40	23

Vor allem finden wir, daß von abnormal dicken Wurzeln als durchweg entstärkten nicht die Rede sein kann. Der Prozentsatz derjenigen Wurzeln, die weniger Stärke enthalten, als dem normalen Gehalt entspricht, ist unter diesen Wurzeln allerdings verhältnismäßig hoch, was Fräulein Pekelharing (wohl infolge der Prüfung zu weniger Exemplare) zu ihrer Behauptung veranlaßt haben dürfte. Andererseits geht aus der Tabelle hervor, daß unter den verdickten Wurzeln viele ganz normalen, andere vor allem anfänglich sogar besonders hohen Stärkegehalt aufweisen. Dieser reiche Stärkegehalt der Wurzeln nimmt dann, wie schon früher erwähnt (S. 427), vom 3. Tage an häufig sehr rasch ab. Da nun Pekelharing gerade an solchen Objekten und zu dieser Zeit die geotropische Reizung vornahm, ist es leicht möglich, daß diese zur Zeit der Krümmung noch Stärke besaßen, die zur Zeit der Untersuchung verschwunden war. Daß über den Zeitpunkt der letzteren keine Angaben gemacht wurden, ist schon eingangs (S. 424) bemerkt worden.

[1]) l. c. p. 94.

b) Beobachtungen an horizontal gelegten Kulturen.

Es sei nun mitgeteilt, was bei der geotropischen Reizung der eigenen Kulturen beobachtet wurde. Gereizt wurden durch Umlegen des Glasgefäßes in der Wanne in allen Altersstufen von 3 bis zu 10 Tagen

41 Wurzeln in Leitungswasser,
55 " " $^{1}/_{4}$ ‰ Alaunlösung,
27 " " $^{1}/_{2}$ ‰ "
14 " " $^{3}/_{4}$ ‰ "
7 " " 1 ‰ "
6 " " $^{1}/_{4}$ ‰ " in dest. Wasser,

also im ganzen 150 Wurzeln. Alle Wurzeln wurden sowohl kurz nach dem Umlegen als auch vor der Prüfung des Stärkegehaltes in ihrer Stellung in der Wanne gezeichnet, so daß ein Irrtum hinsichtlich der ausgeführten Krümmung unmöglich war. Die Untersuchung auf Stärke fand verschiedentlich und zwar 6—24 Stunden nach dem Umlegen, immer aber sofort nach dem Herausholen aus der Lösung statt.

An dieser Stelle sei gleich folgende Beobachtung mitgeteilt: es befanden sich in einer Wanne immer mehrere Gefäße mit gleich alten Lepidiumpflanzen. Wurde nun eines von diesen umgelegt, so zeigte in vielen Fällen, wie die Tabelle 8 erkennen läßt, diese Kultur schon nach einem Tage gegenüber den aufrecht gebliebenen eine deutliche Abnahme des Wachstums und Stärkegehaltes.

Tabelle 8. *Lepidium sativum.*

Kultur in	Stärkegehalt aufrecht gezogener Pflanzen	Stärkegehalt von aufrecht gezogenen, dann umgelegten Pflanzen; umgelegt seit:		
		19 Stunden	24 Stunden	3 Tagen
$^{1}/_{4}$ ‰ Alaunlösg. 4 Tage alt	4 Wurzeln geprüft; alle reichlich		6 Wurzeln geprüft; 4 keine, 1 Spuren, 1 wenig	
$^{1}/_{4}$ ‰ Alaunlösg. 6 Tage alt	4 Wurzeln geprüft; 1 wenig, 3 reichlich			6 Wurzeln geprüft, 3 keine, 1 Spuren, 1 wenig, 1 zieml. reichlich
$^{1}/_{2}$ ‰ Alaunlösg. 4 Tage alt	4 Wurzeln geprüft; zieml. reichl., Hypokotyle reichl.	5 Wurzeln geprüft; 3 zieml. reichl. 2 sehr wenig, Hyp. zieml. reichl. bis wenig		

Dies trat hauptsächlich beim Umlegen junger (3—4 Tage alter Kulturen) ein und erklärt sich wohl durch den Sauerstoffmangel bei submerser Kultur. Diese raschere Entstärkung bei gänzlichem Ein-

tauchen in die Lösung macht es noch wahrscheinlicher, daß anfänglich noch Stärke enthaltende Wurzeln bei späterer Prüfung stärkelos erscheinen und so scheinbar gegen die Statolithentheorie sprechen.

Ich gehe nun zu den eigentlichen Beobachtungen über die Beziehungen zwischen Krümmung und Stärkegehalt über. Zunächst sollen die entstärkten und nahezu entstärkten Wurzeln besprochen werden. Wie schon erwähnt, wurden 150 Wurzeln geotropisch gereizt. Von diesen waren 20 stärkefrei, 18 hatten noch Spuren von Stärke. Die Verteilung dieser 38 Wurzeln in den verschiedenen Kulturen war folgende:

Tabelle 9. *Lepidium sativum*-Wurzeln.

Kultur in	Ganz oder fast ganz entstärkte:			Zahl der entstärkten in % aller umgelegten
	Zahl	Längen in cm	Alter in Tagen	
Leitungswasser	7	13—32	3—4	17
1/4 ‰ Alaunlösung in Leitungswasser	13	15—60	3—12	24
1/2 ‰ Alaunlösung in Leitungswasser	2	18	3	7,4
3/4 ‰ Alaunlösung in Leitungswasser	7	15—20	5—6	50
1 ‰ Alaunlösung in Leitungswasser	6	10—14	3	86
1/4 ‰ Alaunlösung in destilliertem Wasser	3	9	4	50

Es sind also ganz oder nahezu entstärkte Wurzeln in verschiedenen Altersstufen und allen Lösungen geotropisch gereizt worden und zwar mit dem Erfolge, daß die 38 erwähnten Wurzeln nach mindestens 6stündiger, meist aber 12—24stündiger Reizung nicht geotropisch gekrümmt waren; nur bei 2 unter ihnen hatte sich die Wurzelspitze überhaupt gekrümmt. Von diesen beiden hatte sich die eine (Fig. 5b, β) entgegen der Schwerkraft um ca. 45° von der Vertikale hinweggekrümmt, die andere Wurzelspitze hatte sich schräg nach abwärts gewendet. Letztere war jedoch in 1 ‰ Alaunlösung gewachsen, dessen stark schädigende Wirkung mehrfach besprochen wurde und am besten aus nachstehender Figur 5 hervorgeht. Diese mit α bezeichnete Wurzel ist die einzige entstärkte Wurzel, bei der Krümmung nach unten beobachtet wurde. Daß diese Krümmung aber keine geotropische, sondern eine traumatische war, ist wohl nicht zu bezweifeln, wenn man sie mit den nach allen Richtungen auftretenden Krümmungen der anderen Wurzeln vergleicht.

Wie schon früher (S. 430) bemerkt wurde, befanden sich unter den 101 überhaupt beobachteten entstärkten oder fast ganz entstärkten Wurzeln nur 11, die bezüglich ihres Längenwachstums und ihrer Gestalt normale Entwicklung erkennen ließen. Es ist nun wichtig, daß von den 38 geotropisch gereizten, stärkelosen bezw. ganz entstärkten Wurzeln 7 zu diesen 11 normalen gehörten, und zwar 3 ganz und 4 fast ganz entstärkte. Es waren also unter den 150 gereizten Wurzeln 7 ganz oder fast ganz stärkelose vorhanden, die zu normalem Wachstum und daher auch zu geotropischen Krümmungen wirklich befähigt gewesen wären, solche aber nicht ausgeführt haben. Von diesen 7 Wurzeln hätten 4 gegen die Theorie sprechen können. Wie erwähnt, krümmten sie sich aber nicht geotropisch, zeigten

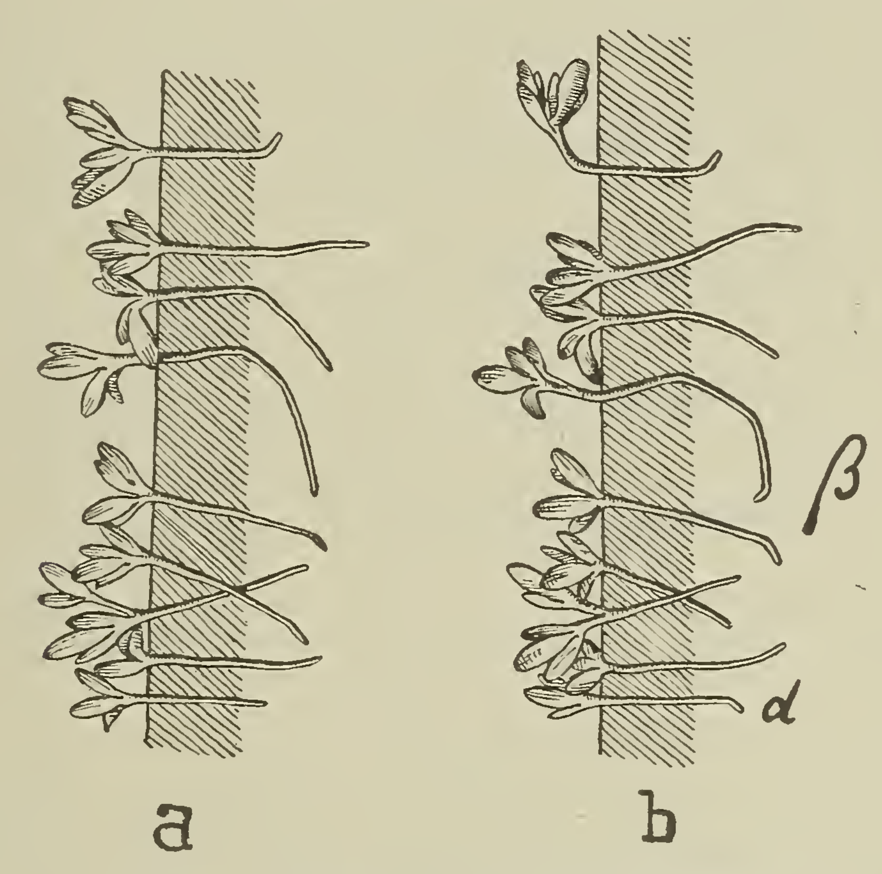


Fig. 5. Kultur in 1 ‰ Alaunlösung.
a) Sofort nach dem Umlegen. b) Nach 14stündiger Reizung.

also ein Verhalten, das mit der Theorie durchaus im Einklang steht.

Es lag nahe, bei dieser Gelegenheit zu prüfen, ob eine Proportionalität zwischen der Stärke der Krümmung und der Menge des Stärkegehaltes besteht, was ja a priori im Sinne der Statolithentheorie zu vermuten ist. Es konnte nun beobachtet werden, daß in der Tat von den 112 geotropisch gereizten stärkehaltigen Wurzeln 65 sich dem Stärkegehalt entsprechend gekrümmt hatten. In Fig. 6 ist eine Anzahl gekrümmter Wurzeln gezeichnet, bei welchen diese Proportionalität deutlich zum Ausdruck kommt. Man wird dem entgegenhalten, daß die restlichen 47 Wurzeln sich nicht so verhalten haben. Die folgenden Angaben machen aber auf einen Umstand aufmerksam, der dieses abweichende Verhalten sehr erklärlich macht. Es entfallen nämlich von den 65 sich im Sinne der Theorie verhaltenden Wurzeln 64 auf die Kulturen in den

No.	Richtung der Wurzelspitzen vor der Reizung	Richtung der Wurzelspitzen nach der Reizung	Stärkegehalt	Alter und Reizungsdauer
1.			zieml. reichl.	4 Tage alt; 24 Stunden gereizt (Leitungs-wasser)
2.			wenig	
3.			Spuren	
4.			Spuren	
5.			Spuren	
6.			sehr reichl.	9 Tage alt; 2 Tage gereizt (Leitungs-) wasser)
7.			reichlich	
8.			reichlich	
9.			zieml. reichl.	
10.			zieml. reichl.	
11.			sehr reichl.	10 Tage alt; 3 Tage gereizt (Leitungs-) wasser)
12.			sehr reichl.	
13.			reichlich	
14.			reichlich	
15.			zieml. reichl.- wenig	
16.			zieml. reichl.	4 Tage alt; 24 Stunden gereizt ($^1/_2$‰ Alaun-lösung)
17.			zieml. reichl.	
18.			zieml. reichl.- wenig	
19.			sehr wenig	
20.			sehr wenig	

Fig. 6.

weniger schädigenden Lösungen: 25 auf Leitungswasser, 20 auf $^1/_4\,^0/_{00}$ Alaunlösung in Leitungswasser, 19 auf die $^1/_2\,^0/_{00}$ Alaunlösung in Leitungswasser und nur eine auf die $^3/_4\,^0/_{00}$ Alaunlösung. In den stärkeren Lösungen, sowie in destilliertem Wasser tritt, wie schon mehrfach betont wurde, (s. Tab. 1 u. 4) neben der Stärkeabnahme eine weitgehende Herabsetzung des Wachstums ein, die bis zum Stillstande führen kann. Dann ist aber auch, wenn reichliche Stärke vorhanden ist, eine geotropische Krümmung nicht mehr möglich. Ferner erlischt bei einem Alter von über 10 Tagen auch in Leitungswasser und $^1/_4\,^0/_{00}$ Alaunlösung das Wachstum schon sehr häufig, wogegen Stärke in der Wurzelhaube noch vorhanden st (vergl. Tabelle 10).

Tabelle 10. Eine Kultur von *Lepidium sativum* in Leitungswasser, 12 Tage alt; 7 Stunden gereizt.

Stärkegehalt,	Länge mm	Wachstum	Krümmung
Sehr reichlich	106	ja	ja
reichlich	72	"	"
reichlich	44	"	"
sehr reichlich	46	"	"
reichl. bis ziemlich reichlich	88	nein	nein
reichlich	126	"	"
sehr reichlich	147	"	"
reichl. bis sehr reichlich	113	"	"

Von den 47 erwähnten Wurzeln hatten sich nun tatsächlich trotz Stärkegehaltes 30 gar nicht gekrümmt und diese waren, soweit beobachtet wurde, auch nicht gewachsen. Von diesen 30 nicht gekrümmten Wurzeln entfallen auf die stärkeren Lösungen 9, von den restlichen 21 waren 15 schon 10—12 Tage alt. 17 von den 47 abweichenden Wurzeln hatten sich, wie erwähnt, gekrümmt, jedoch durchaus — und das ist für die Statolithentheorie sehr bemerkenswert — im Verhältnis zum Stärkegehalt sehr wenig. Das heißt: es ist in 17 Fällen trotz reichlicher Stärke nur geringe Krümmung eingetreten, niemals aber bei geringem Stärkegehalt eine starke Krümmung. Daß trotz hohen Stärkegehaltes besonders in stärkeren Lösungen keine nennenswerten Krümmungen mehr eintreten, ist nach dem früher vorgebrachten sehr begreiflich. Die Wachstumshemmung ist eben eine stärkere als die Stärkeabnahme. Dazu kommt, daß die Umlagerungsfähigkeit der Stärke bei Kultur in Lösungen wohl stets vorhanden, aber nicht so auffällig ist als bei Erdkulturen. Die Untersuchungen darüber wurden nur an in Alkohol fixiertem Material vorgenommen.

Bei kurzer Zusammenfassung kommen wir zu folgendem Ergebnis: Von 112 gereizten stärkehaltigen Wurzeln waren 30 nicht

mehr krümmungsfähig; unter den übrigen 82 Exemplaren zeigten 65, d. i. 79%, eine Übereinstimmung zwischen Stärkegehalt und Krümmungsintensität.

Anschließend seien noch einige kleinere Beobachtungen hinzugefügt, die gleichfalls für die Statolithentheorie sprechen. In einer 6 Tage alten Kultur in Erde, in der die Durchschnittslänge der Wurzeln 70 mm betrug und die Wurzeln mit sehr reichlichem Stärkegehalt senkrecht nach unten gewachsen waren, fand sich eine dickere, sichtlich kranke und völlig entstärkte Wurzel von nur 11 mm Länge, die ohne jede Spur von Krümmung fast gerade nach oben aus dem sehr lockeren Erdgemisch herausragte. Dieselbe war offenbar von Anfang an stärkefrei und ohne jede geotropische Orientierung aus dem Samen herausgewachsen.

Wie schon erwähnt (vergl. S. 428), wurden auch die Hypokotyle beobachtet, und ihr geotropisches Verhalten steht nun offenbar ganz im Einklang mit der Statolithentheorie. Ganz in Analogie zu den Wurzeln konnte an einigen 10—12 Tage alten Pflanzen, deren Hypokotyle stärkefrei waren, festgestellt werden, daß dieselben bei der geotropischen Reizung keinerlei Krümmung erkennen ließen, während alle anderen stärkehaltigen sich beim Umlegen der Glasgefäße ihrer ganzen Länge nach gleichmäßig bogig nach aufwärts krümmten. Es wurden indessen auch hier stärkehaltige beobachtet, die sich nicht krümmten, so daß auch hier wie bei den Wurzeln der Satz gilt, daß die Reaktions- und vielleicht auch die Wachstnmsfähigkeit schneller erlischt, als die Stärke verschwindet. Interessant verhielten sich ältere Hypokotyle, die schließlich nur noch dicht unter den Kotyledonen wachstums- und krümmungsfähig waren. Diese enthielten nur in dieser kurzen Zone noch Stärke.

IV. Versuche mit anderen Pflanzen.

Nachdem die Angaben Pekelharings über das Verhalten von *Lepidium sativum* in Alaunlösung nachgeprüft worden waren, lag es nahe, des Vergleiches halber auch andere Pflanzen in gleicher Weise zu behandeln. Bei der Auswahl derselben wurde darauf gesehen, daß sie sich in Bezug auf Verwandtschaft und Samenbezw. Keimlingsgröße möglichst weit sowohl untereinander als auch von *Lepidium sativum* unterschieden. Dementsprechend wurde mit *Helianthus annuus*, *Vicia Faba*, *Trifolium repens* und *Setaria italica* experimentiert. Im folgenden sei das Verhalten dieser Pflanzen in Wasser- und Alaunlösungen kurz in der Reihenfolge geschildert, wie sie zur Untersuchung herangezogen wurden.

A. Helianthus annuus.

Helianthus annuus setzte der Kultur erhebliche Schwierigkeiten entgegen, denn der schon für *Lepidium sativum* angegebene, dort aber weniger ausgeprägte, allgemein schädigende Einfluß der Wasserkultur wirkte bei *Helianthus* sehr störend. Es gelang über-

haupt nicht, Keimlinge aus Früchten, die erst 24 Stunden auf feuchtem Fließpapier angekeimt waren, in Wasser- oder Alaunlösung zum Weiterwachsen zu bringen. Die Wurzeln hatten nach 3—4 Tagen sowohl in Leitungswasser- wie in 1/4 und 1/2 ‰ Alaunlösung eine Länge von nur 1 cm und waren erheblich dicker als gleichalterige, in Sägespänen gezogene, die 3—4 cm lang waren. Nach 5 Tagen gingen die Versuchspflanzen, offenbar infolge von Luftmangel, zu Grunde. Die Wurzeln bräunten sich und faulten. Auch der Versuch, die Keimlinge im feuchten Raum auf Filterpapier, das in die Lösungen tauchte, zu ziehen, schlug fehl, da nur ein sehr geringer Prozentsatz gesunder Wurzeln zur Entwicklung kam. Schließlich wurden die 1 Tag lang auf feuchtem Fließpapier angekeimten Früchte noch weitere 2 Tage in Sägespänen herangezogen. Die dann 3—4 cm langen Pflanzen wurden hierauf in die Lösung gebracht (Kotyledonen über dem Flüssigkeitsniveau) und waren nunmehr innerhalb der ersten 3—4 Tage zu geotropischen Versuchen brauchbar. Es zeigte sich also auch hier wie bei *Lepidium*, daß ältere Pflanzen dem schädlichen Einfluß der Lösung besseren Widerstand leisten als jüngere. Später hörte allerdings auch bei ersteren das Wachstum auf, wobei die Wurzelspitzen braun und schlaff wurden. Die Versuche wurden zuerst in Anlehnung an die Versuche mit *Lepidium* so ausgeführt, daß kleinere Gefäße, die in größeren Wannen standen, an ihrer Öffnung mit durchlöcherten Korkplatten versehen wurden, welche die Pflanzen trugen. Später wurden die Pflanzen einfach an den Kotyledonen auf Korkplatten gespießt, die man dann senkrecht in die großen Wannen stellte. Auf dem Kork angebrachte Tuschemarken oder besser vernickelte Nadeln gestatteten leicht und sicher festzustellen, ob Wachstum stattfand oder nicht. Die Korkplatten wurden vorher mit heißem Wasser ausgekocht. Zur Untersuchung auf Stärke wurden hinreichend dünne Handlängsschnitte hergestellt.

Wie schon bemerkt, gelten die vorstehenden Mitteilungen über die allgemeinen Kulturschwierigkeiten in gleicher Weise für Leitungswasser wie für Alaunlösung. Äußerlich unterschieden sich daher die Wasserkulturen garnicht von Alaunkulturen bis zu 1/2 ‰ Konzentration, indem in beiden gleich häufig kranke Wurzeln auftraten. Die Entstärkung war dieser äußerlich sichtbaren Schädigung nicht proportional. Überwiegend war die Zahl derjenigen Wurzeln, die nach mehrtägiger Kultur abstarben und trotzdem noch reichlich, wenn auch deformierte Stärke in der Haube besaßen. Stärkeabnahme trat bei einigen Wurzeln in Leitungswasser und in den Alaunlösungen ein, und zwar in letzteren in bedeutend höherem Maße (vergl. Tabelle 11).

Vielfach führten die Wurzeln traumatische Krümmungen aus, ähnlich wie sie für *Lepidium* beschrieben wurden. In den Alaunlösungen bis 1/2 ‰ blieb ein Teil der Wurzeln, wie erwähnt, 3—4 Tage lang wachstumsfähig, während bei Wurzeln, die in 3/4 ‰ oder 1 ‰ Alaunlösung gezogen waren, das Wachstum schon am zweiten Tage erlosch. Die wachstumsfähigen Wurzeln besaßen aber fast immer noch reichlich Stärke, und von den 23 in Tabelle 11 angeführten ganz oder fast ganz entstärkten Wurzeln waren nur

4 in geringem Maße wachstumsfähig. Eine davon war schräg aufwärts gekrümmt. Die 3 restlichen waren unter allen untersuchten Pflanzen (199 Stück) die einzig normalen Individuen mit beträchtlicher Stärkeabnahme. Alle 3 Wurzeln waren vor der Untersuchung auf Stärke durch Horizontallegen in der Lösung geotropisch gereizt worden. 2 hatten sich nicht gekrümmt und von diesen besaß eine gar keine, die andere Spuren von Stärke. Die 3. Wurzel hatte sich äußerst schwach nach abwärts gekrümmt und enthielt noch etwas Stärke. Das Verhalten der Helianthuswurzeln in Alaunlösung ergab also kein Argument gegen die Statolithentheorie.

Bemerkt sei noch, daß von den wachstumsfähigen, reichlich Stärke enthaltenden Wurzeln viele nicht mehr geotropisch reagierten. Irgend welche Proportionalität zwischen der Stärke der Krümmung und dem Stärkegehalt konnte nicht nachgewiesen werden. Diese Störung im geotropischen Verhalten kann nicht verwundern, da die

Tabelle 11. *Helianthus annuus.*

Kulturen in	Zahl der untersuchten Pflanzen	Davon waren fast oder gänzlich entstärkt
Leitungswasser	48	3
1/4 ‰ Alaunlösung	43	9
1/2 ‰ Alaunlösung	71	10
3/4 ‰ Alaunlösung	8	1

Wurzeln in den Lösungen, wie mehrfach erwähnt wurde, stark geschädigt werden. Selbst Wurzeln, die 1 1/2 Tage lang in Sägespänen durchweg normal gewachsen waren und gleich horizontal in die Lösungen gebracht wurden, zeigten zum Teil schwache, zum Teil gar keine geotropischen Krümmungen, obwohl ihr Stärkegehalt noch unverändert war. Dagegen hatten sich in Sägespänen horizontal exponierte, gleichaltrige Pflanzen sehr schön gekrümmt. Dies beweist auch, daß die Laboratoriumsluft an den Störungen unbeteiligt war.

Besondere Erwähnung verdiente noch das Verhalten des Hypokotyls. Vor allem sei bemerkt, daß es durch seine geotropischen Krümmungen[1]), sowie auch durch anscheinend traumatische Nutationen derart störend wirkte, daß horizontal gelegte Pflanzen auf die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln nur so geprüft werden konnten, daß sie mittels Nadel an der Grenze zwischen Hypokotyl und Wurzel fixiert wurden; denn das Hypokotyl der an den Kotyledonen fixierten Pflanzen krümmte sich infolge des negativen Geotropismus im basalen Teil aufwärts und brachte dadurch die Wurzel in eine nahezu inverse Lage. Merkwürdigerweise

[1]) R. Schütze, l. c. p. 19.

wird in Alaunlösungen diese Aufkrümmung des Hypokotyls viel stärker als im Wasser und führt oft zu Überkrümmungen. Vielleicht hing dies damit zusammen, daß alle in Alaunlösung befindlichen Hypokotyle durchschnittlich doppelt so schnell wuchsen wie in Leitungswasser gezogene. Alle Hypokotyle besaßen reichlich Stärke, auch die der auf Seite 443 geschilderten kranken Pflanzen, deren Wurzel meist weitgehend entstärkt war.

B. **Vicia Faba.**

Bei *Vicia Faba* bestehen hinsichtlich der Kultur ähnliche Schwierigkeiten, wie sie für *Helianthus annuus* beschrieben worden sind. Auch hier entwickeln sich kranke Kulturen, wenn man 24 Stunden lang angekeimte Samen gleich in die Lösungen bringt. Die Wurzeln solcher Pflanzen hatten durchweg am 6. Tage nicht die Länge von 1 cm erreicht, besaßen jedoch auch dann noch, sowohl in Leitungswasser wie in $^1/_4$ und $^1/_2$ $^0/_{00}$ Alaunlösung, immer Stärke. Es empfahl sich daher auch hier, die Pflanzen nach dem Ankeimen durch 3—4 Tage in Sägespänen zu ziehen. Die dann 3—4 cm langen Wurzeln zeigten nunmehr, in Leitungswasser oder Alaunlösungen gebracht, während der ersten 2 Tage weiteres Wachstum. Die geotropische Reizung erfolgte nach Ablauf des ersten Tages. Dabei mußte die Vorsicht gebraucht werden, die Kotyledonen nicht in die Flüssigkeit tauchen zu lassen; andernfalls erlosch sowohl im Leitungswasser wie in Alaunlösungen das Wachstum bei über 50 $^0/_0$ aller Wurzeln in kürzester Frist. Die Untersuchung auf Stärke geschah wie bei *Helianthus.* Zugleich wurde stets ihre Verlagerungsfähigkeit geprüft, zu welchem Zweck die vorher in horizontaler Reizlage befindlichen Wurzeln zunächst in der gleichen Stellung in 90 prozentigem Alkohol fixiert wurden. Hierauf wurden entsprechende Handlängsschnitte hergestellt.

Vicia Faba unterscheidet sich dadurch vorteilhaft von *Helianthus,* daß das sehr kurze Hypokotyl fast gar keine Krümmungen ausführt und dadurch bei geotropischen Versuchen weniger störend wirkt. Die Wurzeln selbst führten häufig Krümmungen aus, die wohl dem schädigenden Einfluß der Lösungen zuzuschreiben sind. In schwachem Bogen verlaufende Krümmungen der Wurzel fanden sich sowohl in Leitungswasser als in Alaunlösungen und bewirkten oft, daß senkrecht fixierte Pflanzen mit schief oder beinahe horizontal gerichteter Wurzelspitze weiter wuchsen. Durch ihre Häufigkeit störend wirkten ferner eckige Krümmungen der Wurzelspitzenregion, die besonders reichlich in Alaunlösungen von 2 $^0/_{00}$ ab auftraten. Einige Tage lang in Sägespänen gezogene Keimlinge von *Vicia Faba* wurden, in Alaunlösung gebracht, viel stärker beeinflußt als in Leitungswasser. Außer bei den letzterwähnten Krümmungen, die nur in Alaunlösungen auftraten, zeigte sich dies in folgendem: die Wurzeln wuchsen in den letzteren innerhalb der ersten 2 Tage nur um 1—2 cm weiter, während in dieser Zeit die Wachstumszunahme in Leitungswasser etwa 4 cm betrug. Auch geht die Beeinflussung des Wachstums durch Alaunlösungen deutlich aus den Angaben von Tabelle 12 hervor.

Tabelle 12. *Vicia Faba.*

2tägige Kulturen in	Zahl der untersuchten Pflanzen	Davon waren nicht gewachsen	Gehalt an Statolithenstärke			
			reichl.	wenig	sehr wenig	keine
1 ‰ Alaunlösung	46	3	20	22	3	1
2 ‰ Alaunlösung	15	6	3	11	1	
5 ‰ Alaunlösung	17	8	6	9	1	1

Die Wurzeln zeigten ferner in starken Alaunlösungen (5 und 8 ‰) auch schwarze Färbung; sie wiesen außerdem in 1—2 ‰ Alaunlösungen eigentümliche Querrunzeln auf, die durch Aufreißen der Epidermis und der darunter liegenden Parenchymschichten zustande kamen. Es scheint also in Alaunlösungen eine abnorm erhöhte Gewebespannung zu herrschen.[1]) Die in Leitungswasser gewachsenen Pflanzen unterschieden sich nicht wesentlich von in Sägespänen gezogenen. Das völlig normale Verhalten dieser Pflanzen in jeder (auch geotropischer) Beziehung spricht im übrigen dafür, daß bei *Vicia Faba* die Laboratoriumsluft an den erwähnten Schädigungen keinen Anteil hat. Zum Beweise dafür diene auch, daß sich einerseits in feuchter Luft gezogene und geotropisch gereizte Pflanzen ebenfalls normal verhielten, andererseits in Alaunlösung wachsende Pflanzen auch, wenn die Wannen im Gewächshaus aufgestellt waren, in gleicher Weise geschädigt wurden. Erwähnt sei an dieser Stelle, daß auch die noch zu beschreibenden Objekte von der Laboratoriumsluft ebenso wenig beeinflußt wurden.

In besonderer Weise kommt die schädigende Wirkung der Alaunlösung noch hinsichtlich des Statolithen-Apparates zur Geltung. Betreffs der entstärkenden Wirkung ist insofern nichts neues zu sagen, als sie zwar vorhanden, aber wieder so unvollständig wie bei den früher beschriebenen Pflanzen ist, was darin zum Ausdruck kommt, daß von 156 in Lösungen gewachsenen und überhaupt untersuchten Wurzeln nur 7 keine und 15 sehr wenig Stärke hatten. Jedoch geht die Entstärkung, wenn überhaupt, so sehr rasch, innerhalb von 2 Tagen vor sich und ist ausschließlich auf die Alaunlösungen beschränkt, denn die in Leitungswasser gewachsenen Pflanzen zeigten nach 2 Tagen keine wesentliche Abnahme der Stärke. Daß auch die Konzentration der Alaunlösung dabei von deutlichem Einfluß ist, geht aus den Angaben von Tabelle 12 hervor. Andererseits zeigt die Tabelle auch, daß in einer 5 ‰ Alaunlösung die Entstärkung nicht weiter fortschreitet wie in Alaun-

[1]) Eine ähnliche Steigerung der Gewebespannung fanden Richter (Über Turgorsteigerung i. d. Atmosphäre der Narkotika. Lotos, Bd. 56. 1908) und Molisch (Über d. Einfluß d. Tabakrauches a. d. Pflanze. Sitzber. K. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. CXX. 1911) in verunreinigter Luft.

lösungen von 2 ‰, denn der Prozentsatz der weitgehend entstärkten Pflanzen bleibt in beiden Alaunlösungen gleich gering. Ebenso findet in späteren Tagen nach Einstellung des Wachstums keine weitere Entstärkung statt. Es trifft also auch hier die von Němec[1]) bei *Pisum sativum* festgestellte Tatsache nicht zu, daß Entstärkung und Sistierung des Wachstums Hand in Hand gehen; sondern wie bei *Lepidium* und *Helianthus* erlischt auch bei *Vicia Faba* das Wachstum vor der gänzlichen Entstärkung. So hatten von 40 seit 24 Stunden nicht mehr gewachsenen Wurzeln noch 19 reichlich, 17 wenig Stärke und nur 4 waren fast ganz oder ganz entstärkt. Eine weitere für *Vicia Faba* sehr charakteristische Wirkung der Alaunlösung ist eine weitgehende Herabsetzung der Verlagerungsfähigkeit der Statolithenstärke. Diese Herabsetzung trat allerdings nicht immer ein und war auch häufig nur eine teilweise; denn entweder zeigte oft nur die Hälfte der Statolithenzellen (namentlich die älteren) unverlagerte Stärke, oder aber es ließ sich in den meisten Zellen Verlagerung nachweisen, die aber bei weitem nicht so ausgeprägt war wie die in sämtlichen Statolithenzellen der in Wasser oder Sägespänen gewachsenen Pflanzen. Immerhin zeigten aber unter 148 24 Stunden lang geotropisch gereizten Wurzeln 36 völlig unverlagerte Stärke, so daß man wohl von einer teilweisen Aufhebung der Verlagerungsfähigkeit reden kann.

Hinsichtlich des geotropischen Verhaltens der Kulturen sei mitgeteilt, daß im ganzen 148 Wurzeln in Alaunlösungen geotropisch gereizt wurden. Die Wurzeln hatten sich vorher einen Tag lang in derselben Lösung befunden. Von diesen Wurzeln waren 104, also ein hoher Prozentsatz, während der Zeit der geotropischen Reizung (24 Stunden) noch gewachsen. Bezüglich der erzielten Resultate sei auf Tabelle 13 verwiesen.

Tabelle 13. *Vicia Faba.*
Das geotropische Verhalten von 104 Wurzeln nach 24stündiger Reizung.

Anzahl		Stärkegehalt				Verlagerg. d. Stärke		
		reichl.	wenig	sehr wenig	keine	ganz	teilweise	gar nicht
geotrop. gekrümmte	40	28	12			36	4	
nicht gekrümmte	61	25	24	9	3	5	29	20
traumat. gekrümmte	3	2	1			2	1	

Die 3 traumatisch gekrümmten Wurzeln zeigten Krümmungen nach oben. Wichtig im Sinne der Statolithentheorie ist, daß die 12 ganz oder fast ganz entstärkten Wurzeln keine Krümmungen

[1]) Němec, l. c. p. 111.

aufwiesen. Besonders fällt in Tabelle 13 der hohe Prozentsatz der Wurzeln auf, die sich nicht krümmten, obwohl sie reichlich Stärke besaßen. Es muß aber darauf aufmerksam gemacht werden, daß unter den nicht gekrümmten nur sehr wenige (5) ganz verlagerte Stärke besaßen, wogegen bei 49 die Verlagerungsfähigkeit gestört oder aufgehoben war. Andererseits traten bei geotropisch gekrümmten Wurzeln solche mit völlig unverlagerter Stärke gar nicht auf und auch die Zahl der Wurzeln mit teilweise verlagerter Stärke war unter ihnen sehr gering (4 unter 40). Ergibt sich hieraus auch kein Beweis für die Statolithentheorie, so lassen doch die angeführten Zahlen deutlich erkennen, daß die Verlagerungsfähigkeit der Stärke für die geotropische Reaktion von Bedeutung ist. Interessant ist noch, daß alle in Leitungswasser kultivierten Wurzeln ähnlich den in Sägespänen gezogenen vollkommene geotropische Krümmungen ausführten, wie sie bei der großen Zahl der in Alaunlösungen gereizten Wurzeln nur selten auftraten. Dies entspricht der schon erwähnten normalen Beschaffenheit des Statolithenapparates jener Pflanzen und der unverminderten Verlagerungsfähigkeit ihrer Statolithenstärke.

C. Trifolium repens.

Trifolium repens verhält sich bei der Kultur in Leitungswasser und Alaunlösungen ganz ähnlich wie *Lepidium sativum* und kann deshalb kurz erledigt werden.

Die Kleesamen, welche bedeutend kleiner als die Kressesamen sind, wurden in derselben Weise wie diese kultiviert, so daß hier auf die für *Lepidium* angegebene Versuchsmethodik verwiesen werden kann. Der Einfluß von Leitungswasser auf *Trifolium repens* war nicht erheblich verschieden von dem der Alaunlösungen bis zur Konzentration von $^1/_2\,^0/_{00}$, wie aus Tabelle 14 hervorgeht.

Tabelle 14. *Trifolium repens*-Wurzeln.

Kulturen in	Anzahl der untersuchten Pflanzen	Stärkegehalt					traumat. gekrümmte
		reichl.	zieml. reichl.	wenig	sehr wenig	keine	
Leitungswasser	21	8	10	4			6
$^1/_4\,^0/_{00}$ Alaunlös.	12	4	6	2			2
$^1/_2\,^0/_{00}$ Alaunlös.	54	25	20	7	2		15
$1\,^0/_{00}$ Alaunlös.	10		2	2	5	1	6

Diese Tabelle enthält nur jene Pflanzen, die durch 2—8 Tage aufrecht in den Lösungen gewachsen waren, wobei die Hypokotyle sich oberhalb des Flüssigkeitsniveaus befanden. Zwar bewiesen in Sägespänen gezogene Kontrollpflanzen, die gar keine traumatischen Krümmungen, viel stärkeres Wachstum und stets sehr reich-

lich Stärke aufwiesen, daß sowohl Leitungswasser wie $^1/_4$ und $^1/_2$ ‰ Alaunlösungen schon in entschieden nachteiliger Weise einwirkten, indessen zeigt das Beispiel der 1 ‰-Alaunlösung in Tabelle 14, daß erst diese Lösung eine allgemeinere Entstärkung bewirkte. Beträchtliche Stärkeabnahme trat in den ersten drei Lösungen erst am 8.—9. Tage auf, doch war dann das Wachstum schon ganz oder fast ganz erloschen, während sich entstärkte Wurzeln in der 1 ‰-Lösung schon am 2. Tage fanden. In dieser Lösung war aber zugleich der Prozentsatz der traumatisch gekrümmten Wurzeln ein sehr hoher. Auch stellten die Wurzeln schon am 4. Tage der Kultur ihr Wachstum ein, nachdem sie etwa 12—14 mm lang geworden waren, während sie in Leitungswasser, $^1/_4$ und $^1/_2$ ‰-Alaunlösungen, wie erwähnt, bis zum 8. und 9. Tage wuchsen und dann Längen bis zu 4 cm erreichten. Die in konzentrierteren Alaunlösungen gewachsenen Wurzeln waren also derart geschädigt, daß sie zu geotropischen Versuchen nicht mehr brauchbar waren. Wir kommen also auch hier zu dem schon für *Lepidium sativum* gewonnenen Resultat, daß rasche Entstärkung nur bei allgemein geschädigten Wurzeln stattfindet und Stärkeverlust in relativ gesunden Wurzeln erst zu einer Zeit eintritt, wo das Wachstum schon mehr oder weniger erloschen ist. Für die erstere Behauptung spricht auch, daß von den in Tabelle 14 angeführten 29 traumatisch gekrümmten Wurzeln 23 nur ziemlich reichlich oder weniger Stärke besaßen. Erwähnt sei, daß die für Leitungswasser und Alaunkulturen bis zu $^1/_2$ ‰ Konzentration in Tabelle 14 angegebenen, traumatisch gekrümmten Wurzeln sämtlich nur in den ersten 2—3 Tagen auftraten, was wie bei *Lepidium* dafür spricht, daß ältere Pflanzen der allgemeinen Schädigung in Leitungswasser und den schwächeren Alaunlösungen weniger unterliegen als junge, bezw. sich an sie gewöhnen. Außerdem ist bemerkenswert, daß sich die entstärkende Wirkung der 1 ‰-Alaunlösung nur auf die Wurzelhaube bezieht und daß oberhalb der Haube dieser Wurzeln eine auffällige Anhäufung von großen Massen sich mit Jod schwarzbraun färbender Stärke zu beobachten ist.

In den meisten Fällen trat, wie schon bemerkt, gänzliche Entstärkung erst nach Einstellung des Wachstums ein. Die Feststellung des letzteren konnte hier nicht in derselben sicheren Weise wie bei *Helianthus* und *Vicia,* sondern nur wie bei *Lepidium* durch außen an den Gläschen angebrachte Tuschemarken erfolgen. Dies sei bemerkt, weil infolgedessen vielleicht manche Wurzeln, die für ausgewachsen gehalten wurden, noch geringfügig gewachsen waren. Die gemessene Verschiebung der Wurzelspitze ist im übrigen sicher auf das Wachstum der Wurzeln und nicht auf das der Hypokotyle zurückzuführen, da die Pflanzen stets an der Grenze zwischen Hypokotyl und Wurzel, infolge der daselbst vorhandenen Wurzelhaare, am Mull festhafteten.

Es wurden 133 Wurzeln geotropisch gereizt. Darunter waren 17 stärkefrei, von denen sich 16 gar nicht (5 unter diesen waren sicher gewachsen), 1 dagegen nach abwärts gekrümmt hatte. Die Krümmung dieser letzteren Wurzel hatte jedoch die eigentümlich

hakige Form der traumatischen Krümmungen und nicht das Aussehen der geotropischen Krümmung normaler Wurzeln. Auch war die Wurzelspitze nicht normal kegelförmig zugespitzt, sondern eigentümlich abgerundet. Es handelt sich hier wohl sicher um eine traumatische und keine geotropische Krümmung. Von den übrigen 116 stärkehaltigen Wurzeln hatten sich nur 52 geotropisch, die restlichen 64 dagegen gar nicht gekrümmt. Dieser hohe Prozentsatz der ungekrümmten Wurzeln erklärt sich zum Teil sicher aus der Sistierung des Wachstums, zum Teil vielleicht auch aus der Herabsetzung der Sensibilität oder eines anderen Faktors der Reizkette. 10 in Sägespänen gewachsene und geotropisch gereizte Wurzeln von Kontrollpflanzen krümmten sich viel stärker als die Wurzeln aller in Lösungen kultivierten Pflanzen.

Erwähnt sei noch das Verhalten der Hypokotyle. Trotzdem nur 24 Hypokotyle nach der geotropischen Reizung auf Stärke geprüft wurden, ist doch das Resultat bemerkenswert. 7 hatten keine Stärke und waren nicht gekrümmt. 7 weitere, wovon 4 reichlich, die übrigen weniger Stärke besaßen, waren stark gekrümmt. Die 10 restlichen schließlich waren schwach gekrümmt und hatten alle nur wenig Stärke. Es ergab sich also bei diesem allerdings nur geringem Beobachtungsmaterial eine entschiedene Proportionalität zwischen der Intensität der ausgeführten Krümmungen und dem Stärkegehalt.

D. **Setaria italica.**

Schließlich wurde noch *Setaria italica* gewählt, um auch das Verhalten einer Graminee in Alaunlösungen zu studieren. Die Pflanze war indessen für die Pekelharingschen Versuche noch weniger geeignet als die schon erwähnten Objekte. Es wurden Kulturen in Leitungswasser, $^1/_2\,^0/_{00}$, $1\,^0/_{00}$, $1^1/_2\,^0/_{00}$ und $2\,^0/_{00}$ Alaunlösungen sämtlich vom 2. Tage an bis zu dem Augenblick beobachtet, wo das Wachstum zu erlöschen drohte. Dies war bei Leitungswasserkulturen am 9. Tage, bei Kulturen in $^1/_2\,^0/_{00}$ Alaunlösung am 7., in $1^1/_2$ und $2\,^0/_{00}$ Lösungen dagegen schon am 4. Tage der Fall. Die in Leitungswasser und in $^1/_2\,^0/_{00}$ Alaunlösung gewachsenen Wurzeln erreichten hierbei Längen bis zu 70 mm. Sie wuchsen in beiden Flüssigkeiten schnell und gerade in die Länge, so daß selbst den in Sägespänen gezogenen Pflanzen gegenüber kaum ein Unterschied festzustellen war. In den konzentrierteren Alaunlösungen dagegen wurden die Wurzeln kaum 10—15 mm lang. Entstärkung war in den Leitungswasser- und den Kulturen in $^1/_2\,^0/_{00}$ Alaunlösung kaum zu bemerken. Sie trat erst in den stärker schädigenden Alaunlösungen gegen Ende der Wachstumsperiode ein. Immerhin fanden sich unter den 143 Pflanzen, die geotropisch gereizt worden waren, 22 sehr weitgehend und 7 völlig entstärkte Wurzeln. Diese hatten sich sämtlich nicht gekrümmt. Jedoch entfielen 14 davon auf die stark schädigenden Alaunlösungen von $1\,^0/_{00}$ oder höherer Konzentration, und außerdem konnte nur bei 5 von ihnen noch Wachstum nachgewiesen werden. Es ist also die Anwendung der Pekelharingschen Methode bei

Setaria fast aussichtslos, da die Entstärkung der Wurzeln zeitlich mit der Einstellung ihres Wachstums nahezu zusammenfällt und die Wurzeln in den stärkeren Alaunlösungen, die allein Entstärkung bewirken, deutlich geschädigt werden. Von den 114 übrigen (stärkeführenden) geotropisch gereizten Pflanzen waren 70 geotropisch gekrümmt; davon hatten 56 ziemlich reichlich, 14 wenig Stärke. 44 waren nicht gekrümmt, worunter 18 ziemlich reichlich und 26 nur wenig Stärke aufwiesen. Es wurde auch eine Kontrollkultur in Sägespänen geotropisch gereizt. Die Krümmungen dieser Wurzeln waren durchweg viel stärker als die derjenigen, die sich in Lösungen gekrümmt hatten. Es wird also auch bei *Setaria* der Geotropismus schon durch bloße Wasserkultur beeinträchtigt.

V. Zusammenfassung.

Die Hauptresultate der Untersuchung seien nunmehr kurz zusammengefaßt:

1. Die Methode der Entstärkung mit Kalialaun eignet sich wenig dazu, die Richtigkeit der Statolithentheorie zu prüfen und zwar aus folgenden Gründen:
   a) Entstärkung tritt meist in Lösungen ein, die das Gedeihen der Pflanzen, besonders ihre Wachstumsfähigkeit, weitgehend schädigen.
   b) Es finden dabei traumatische Krümmungen statt, die leicht geotropische Reaktionen vortäuschen können.
   c) Nach dem Verschwinden der Stärke treten manchmal bei *Lepidium* umlagerungsfähige Inhaltskörper auf, die eventl. als Statolithen fungieren könnten.
2. Bei allen untersuchten, stärkefreien Wurzeln trat niemals eine geotropische Krümmung ein, und zwar auch dann nicht, wenn sie noch wachstumsfähig waren. — In mehreren Fällen krümmten sich die Wurzeln um so stärker geotropisch, je mehr Stärke sie besaßen. Analoges gilt auch für die Hypokotyle.
3. Der Widerspruch zwischen meinen Beobachtungen und den Ergebnissen Pekelharings dürfte auf folgendes zurückzuführen sein:
   a) Pekelharing hat höchstwahrscheinlich traumatische Krümmungen für geotropische gehalten.
   b) Sollten diese Krümmungen dennoch geotropische gewesen sein, so ist mit Sicherheit anzunehmen, daß die Wurzeln zur Zeit der Krümmung noch Stärke enthielten, die dann zur Zeit der Beobachtung schon verschwunden war. Dafür spricht die Tatsache, daß in Le-

pidiumwurzeln, welche das Alter von 3 Tagen besitzen — und mit solchen hat Pekelharing gerade gearbeitet — die Entstärkung sehr rasch vor sich geht, besonders wenn die Pflanzen, wie das gleichfalls bei den Pekelharingschen Versuchen der Fall war, beim Umlegen ganz oder fast ganz in die Flüssigkeit eingetaucht werden. Schließlich können Irrtümer auch durch die Beobachtung der Schnitte in Chloralhydrat unterlaufen sein.

4. Die angeführten Tatsachen lassen erkennen, daß die Statolithentheorie durch die Pekelharingschen Versuche nicht erschüttert wird. Vielmehr wurden im Verlaufe dieser Nachuntersuchungen verschiedene Beobachtungen gemacht, welche als neue Stützen der Theorie bezeichnet werden müssen.

The Systematic Anatomy of the genus Canephora.

By

H. F. Wernham, B. Sc.

Assistant in the Department of Botany, British Museum;
Lecturer in Botany at the Goldsmiths' College, University of London.

With 7 figures in the text.

The examination from the systematic standpoint of the specimens of *Canephora* in the National and Kew Herbaria[1]) has led me to investigate the anatomy of these curious plants as fully as may have been consistent with the scanty and somewhat poor material available, which was taken from herbarium specimens. The bulk of the tissues, being more or less lignified, is tolerably well preserved; but the softer portions, particularly the phloem, have perished to a considerable extent.

This rare genus of *Rubiaceae* is, so far as our present knowledge extends, confined to Madagascar.

The five species hitherto described all reveal more or less strongly marked xerophytic characters; they are shrubs or trees, with leathery leaves, and destitute of indumentum. The rather small campanulate flowers are borne two or three together in the hollowed apices of axillary flattened branches (Fig. 1). The corolla is contorted in aestivation, and the bilocular ovary contains a few ovules, maturing into a few-seeded berry, so that the genus finds a place in the section *Cinchonoideae-Gardeniinae-Gardenieae.*[2])

We may proceed forthwith to such anatomical details as have been ascertained in the course of the enquiry. Three only of the five known species have been available for the purpose of this investigation — *C. madagascariensis* Gmelin, upon which the genus was founded; *C. angustifolia* and *C. Goudotii*, described by myself in the Journal of Botany (loc. cit.).

---

[1]) Wernham, Journ. of Botany. Vol. XLIX. 1911. p. 77—82.
[2]) Schumann, K., u. Engler, A., Nat. Pflanzenfam. IV. 4. p. 80.



Fig. 1. *Canephora madagascariensis.*

A. Portion of the shoot, shewing the inflorescence borne on flattened axillary peduncles (*i. p.*).

B. Inflorescence enlarged, the peduncle (*i. p.*) bearing five flowers in the hollowed apex, associated with an involucre of bracts (*br.*).

The parts examined respectively for each species were of corresponding age and maturity of development.

C. madagascariensis Gmelin.

I. Stem (Fig. 2). — The pith consists of rounded cells with rather large lumina and with distinct intercellular spaces. The

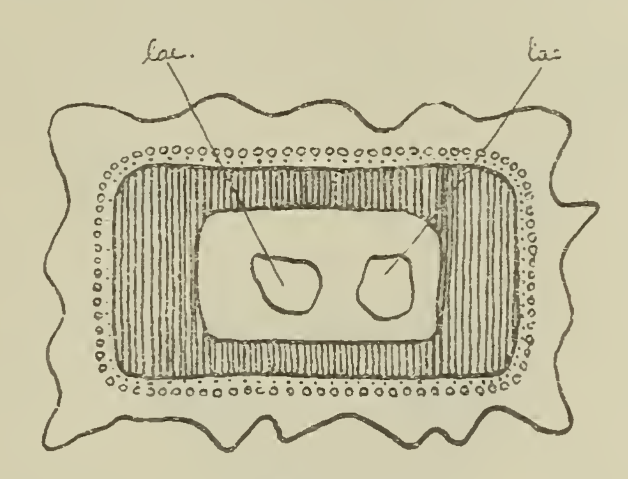


Fig. 2, *b*.

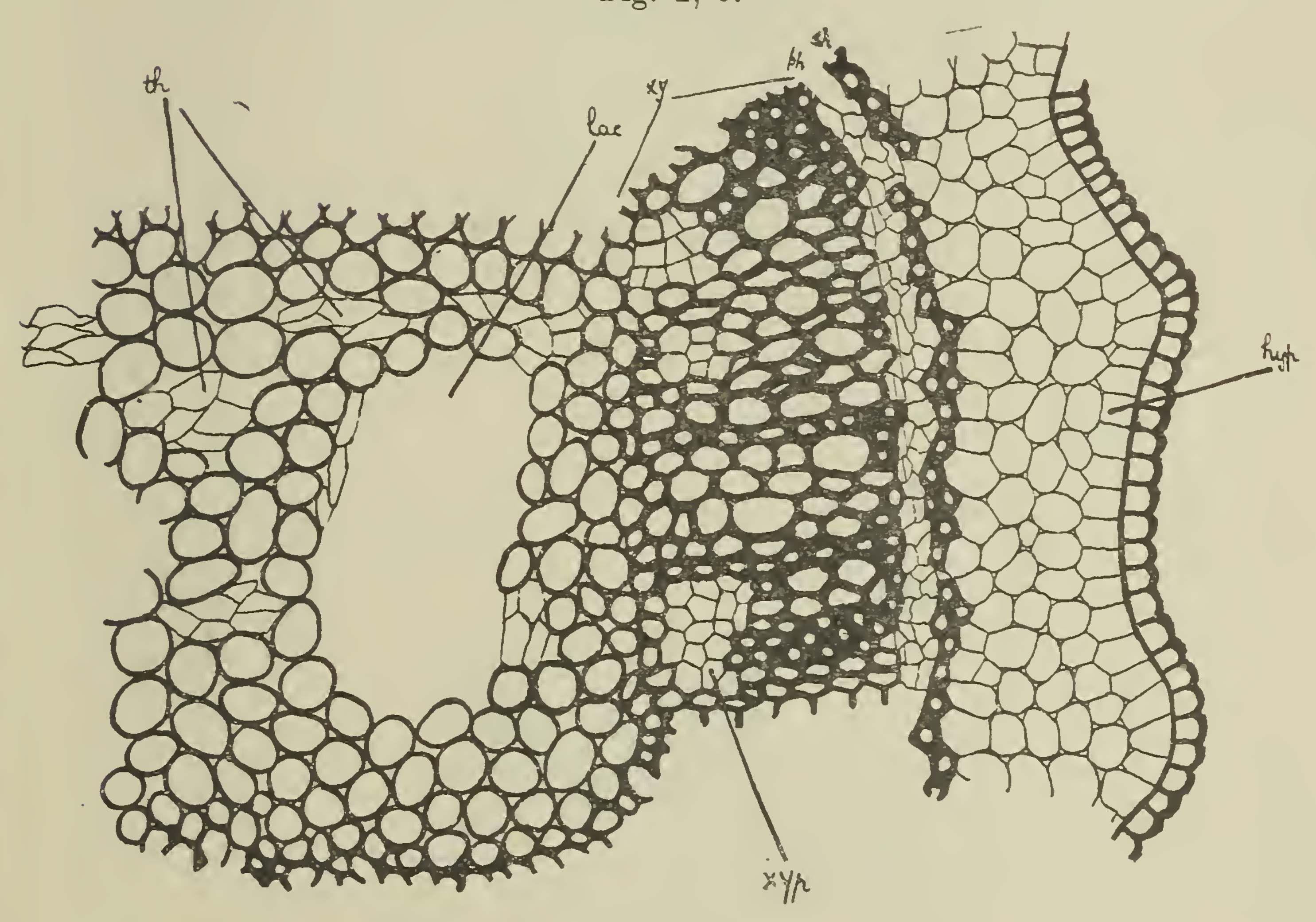


Fig. 2, *a*.

Fig. 2. *Canephora madagascariensis*.
a. A portion of the stem in transverse section; for explanation of lettering, see text.
b. Diagram of the whole stem in transverse section.
Lac., lacunae in the pith; other signs as in Fig. 3.

walls are for the most part thick and lignified, especially in the peripheral zone where the pith passes more or less insensibly into the primary xylem. In the central part of the pith, groups of thin-walled cells *(th.)* appear; and two large lacunae *(lac.)*, which

occupy the centre of the transverse section, may probably mark the position of two large groups of thin-walled cells which have perished.

A good deal of tannin is present, and a certain amount of calcium oxalate, which appears in a few of the cells in the form

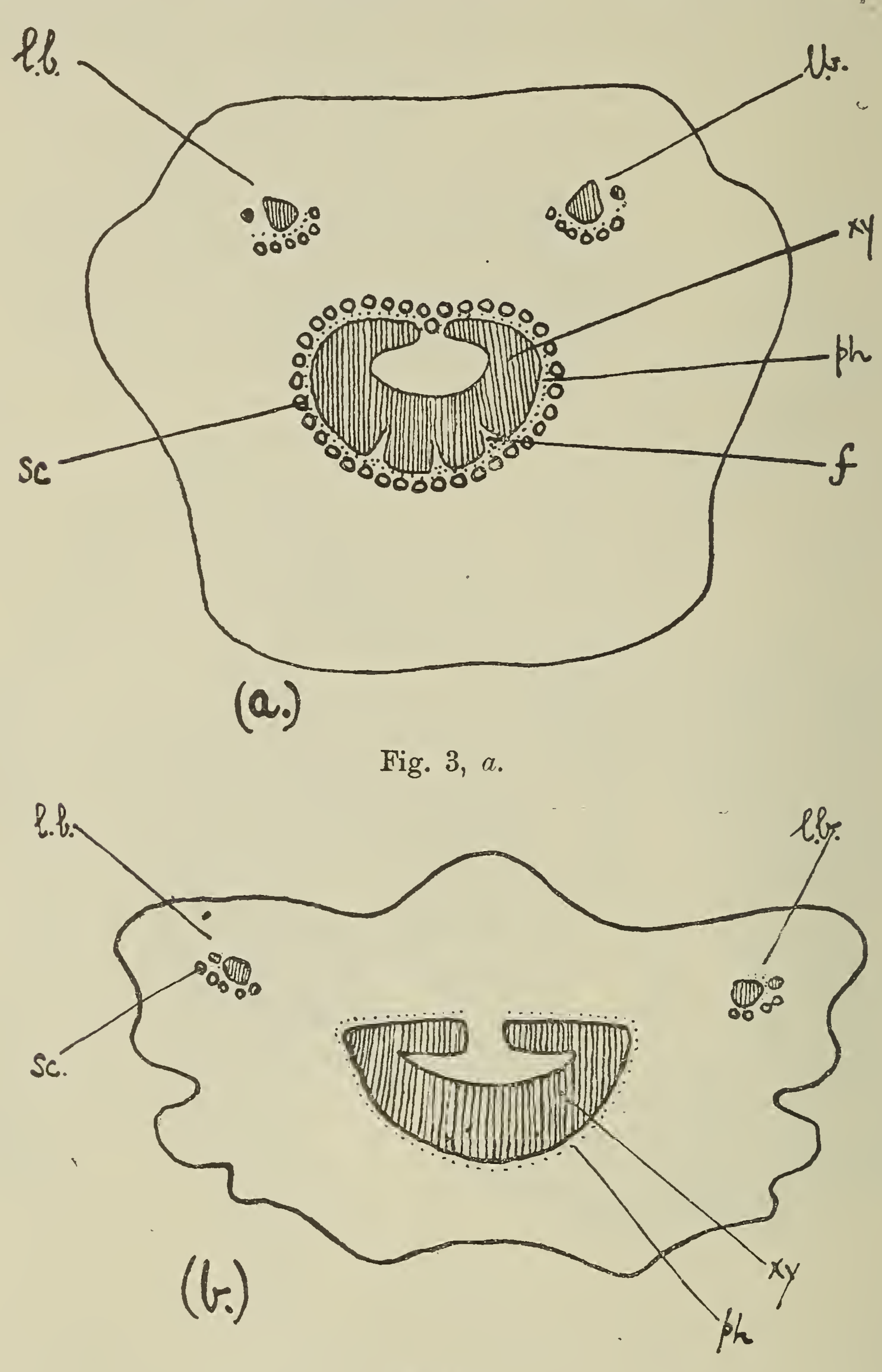


Fig. 3, *a*.

Fig. 3, *b*.

of crystal sand. This sand displays a noticeable tendency to aggregate into amorphous clusters; and one or two "cluster-crystals" of typical appearance, but quite small, are to be seen.

The xylem *(xy)* is very dense. The vessels are small and few in number; there are numerous fibres, with very thick walls.

At more or less frequent intervals, associated with the primary xylem, are patches of parenchymatous tissue *(xy. p.)*, consisting of small thin-walled cells of polygonal outline. This may represent xylem parenchyma, but in the absence of developmental details no definite assertion can be made. There are no medullary rays, but the wood is interrupted at frequent intervals by rays of fibres, sometimes as much as three cells wide as seen in transverse section.

The phloem, which is too perished to be investigated with much profit, takes the form of a narrow band surrounding the

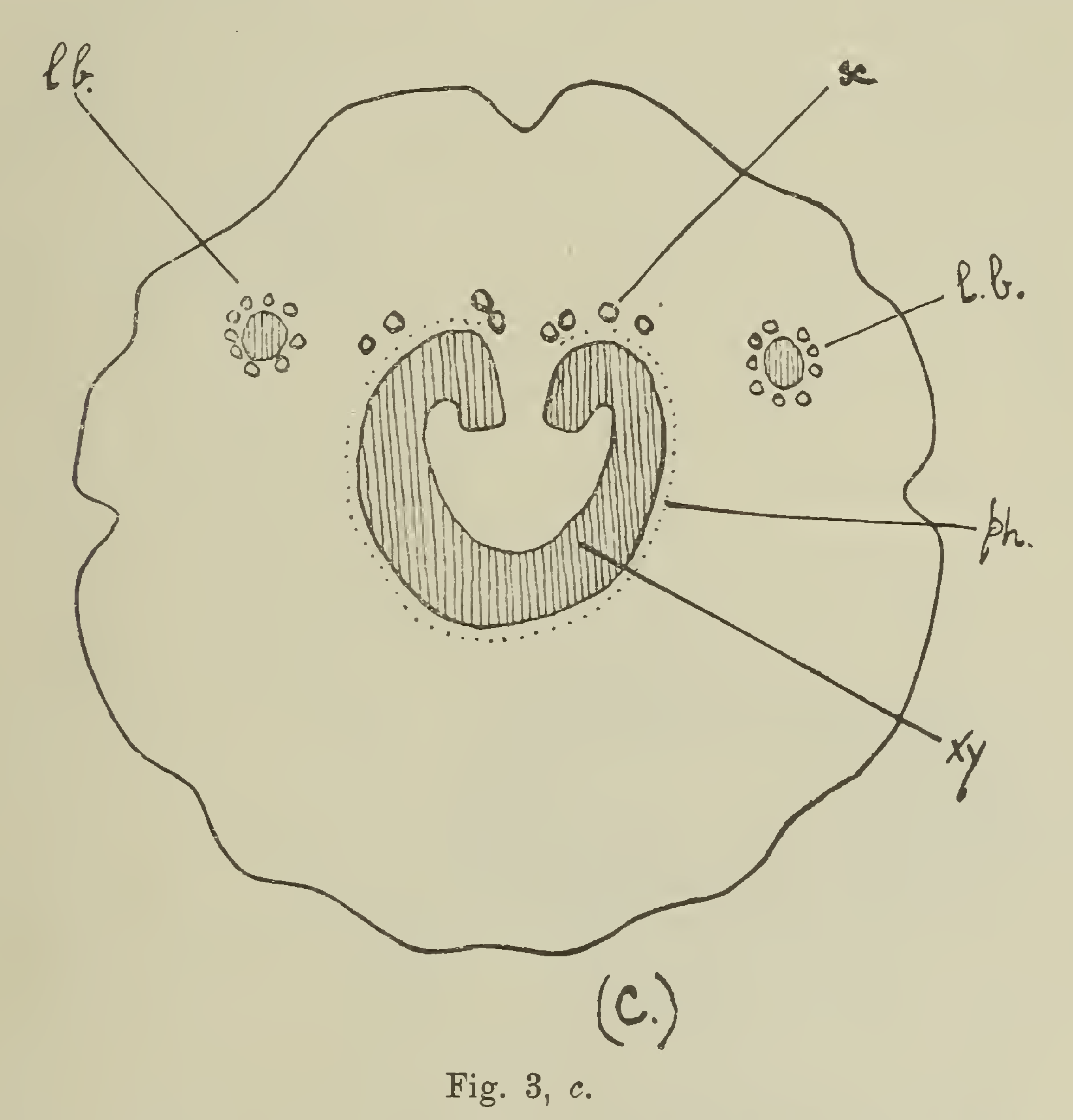


Fig. 3, *c*.

Fig. 3. Diagrams of the petioles of (*a*) *Canephora madagascariensis*, (*b*) *C. angustifolia*, (*c*) *C. Goudotii*, in transverse section.
xy. Xylem, lined; *ph*. phloem, dotted; *sc*. fibres, small circles; ground parenchyma left blank; *l.b*. lateral vascular strands; for *f*. see text and Fig. 4.

xylem; the cell-walls are thin, and tannin is abundant. Calcium oxalate, in the form of crystal sand, occurs but is relatively rare in the phloem.

Immediately external to the phloem in transverse section appears an unbroken sheath *(sh.)*, one to two cells broad, of rather small sclerenchymatous fibres, with very thick walls and lumina almost obliterated.

The cortex consists of large round cells, as seen in transverse section, with relatively thin walls. Tannin is abundant, especially

near the periphery; and calcium oxalate, chiefly in the form of crystal-sand, with a few small true cluster-crystals, is fairly plentiful. No sclerenchyma is present in the cortex external to the fibrous sheath just described.

There is a well-marked hypodermis *(hyp.)* of rather large square cells filled with tannin. The epidermis is of cells of similar

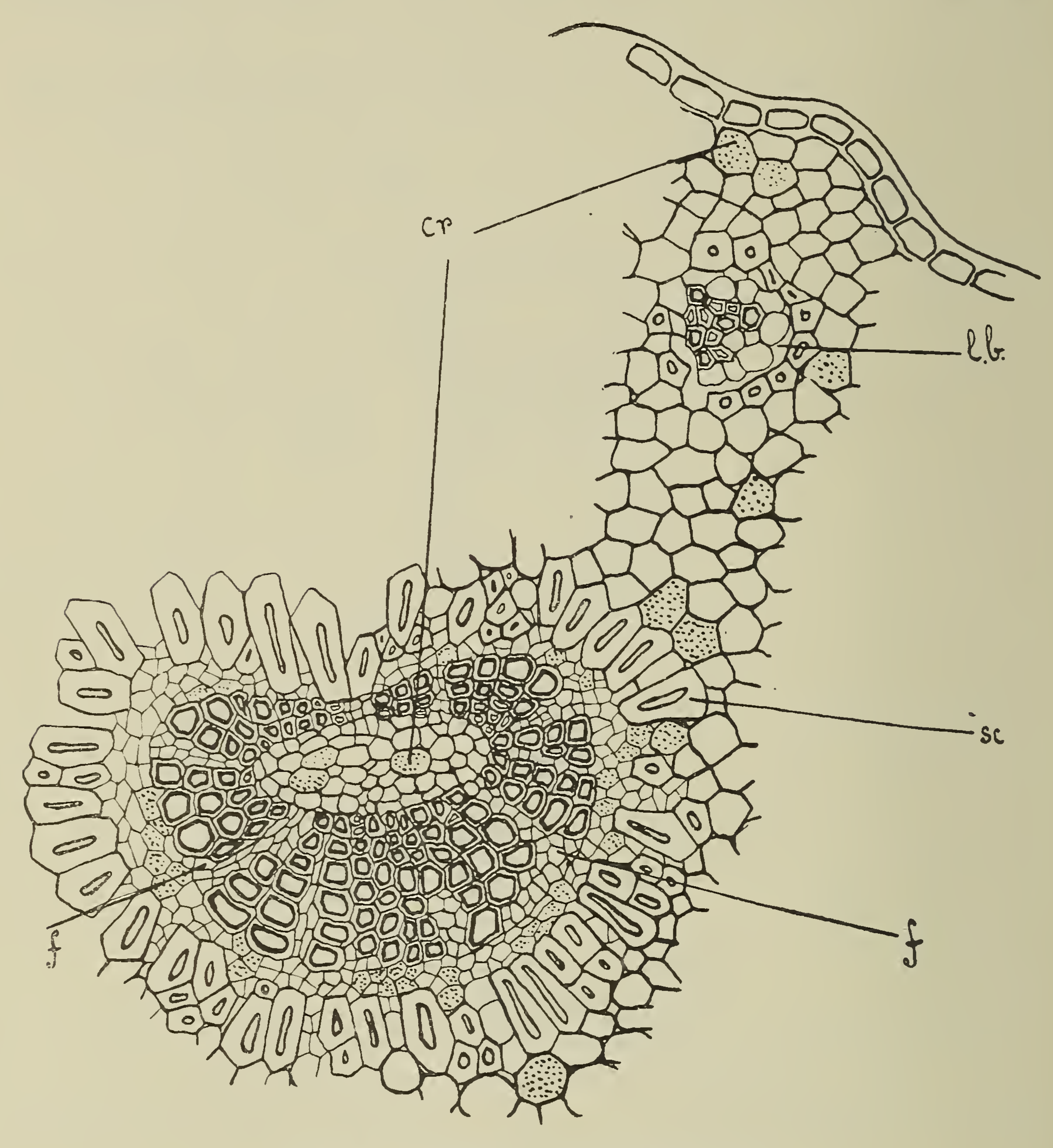


Fig. 4. *Canephora madagascariensis.*

Portion of petiole in transverse section, shewing the main vascular strand and one of the lateral strands (*l. b.*). *Sc.* fibres of the sheath; *f.* fans of parenchyma terminating the medullary rays; *cr.* cells containing crystal-sand of calcium oxalate.

shape but smaller; all the walls are remarkably thick and lignified, and the cuticle is extremely thick.

II. Leaf. a) Petiole. The general shape and structure of the petiole is represented in Fig. 3, *a* and 4. The vascular system comprises one large median bundle, with two ventro-lateral, quite small, bundles.

The xylem of the main bundle forms an almost unbroken hollow cylinder, interrupted only by a small ventral gap which is almost completely blocked by sclerenchymatous fibres. The wood consists for the most part of secondary vessels, four to five elements broad, in regular radial arrangement. As compared with the stem, the wood in the petiole is comparatively loose in texture, being intersected by several conspicuous parenchymatous medullary rays, in some cases three to four cells broad. At one or two points these rays "fan out" (Fig. 3, *a*, 4, *f*.) into patches of parenchyma; this parenchyma has no crystal contents. There are few or no fibres in the xylem.

The central tissue in the concavity of the xylem is composed of cells rather large in section, with rather thick walls which show signs of lignification. Tannin and calcium oxalate are fairly abundant, the latter in the form, principally, of cluster-crystals; crystal-sand, displaying a strong tendency to aggregation, also occurs.

The phloem appears to be coextensive with the xylem, the periphery of which it follows as far as the edge of the gap. In some parts the phloem is four to six cells broad, consisting of sieve-tube tissue and parenchyma. Tannin and calcium oxalate of the nature already described are very abundant.

The phloem is surrounded by an almost continuous sheath of large conspicuous fibres with very thick walls (Fig. 3, *a*; 4, *sc*.), many of them being radially elongated as seen in transverse section. This petiolar sheath, and the nature of its elements, seems to be characteristic for this species.

The "concavity-tissue" is continuous through the gap with the ground tissue in which the vascular system is imbedded. This consists of thick-walled cells of varying size and shape, but there is no definite sclerenchyma. Calcium oxalate is very abundant as crystal-sand aggregated into irregular masses, with a few small true cluster-crystals. Tannin is plentiful, especially in the outer zone.

The epidermis is similar to that of the stem; but no definite hypodermis appears to be differentiated.

The lateral vascular bundles consist chiefly of xylem arranged in a fan of three or four rays of about three vessels in each ray, the narrow part of the fan being ventrally situated; one or two vessels, isolated from this main group, also appear. This xylem is associated with a small amount of parenchyma, and one or two elements which appear to be sieve-tubes, on the dorsal side. This parenchyma contains crystal-sand of calcium oxalate.

The lateral bundles are associated also with a few fibres, much of the type found in the neighbourhood of the median bundle. These are situated for the most part dorsally, and in some cases are radially elongated as seen in section.

b) Midrib (Fig. 5, *a*). A large projecting rib (*v. r.*) runs ventrally, the dorsal side being relatively flat and ungrooved.

The vascular system consists of a main bundle from which branches emerge to serve the secondary veins. The bulk of the

main bundle is occupied by a closed wood cylinder, semilunar in transverse section, with plane ventral surface. The xylem is relatively loose in texture, with regular radial arrangement on the

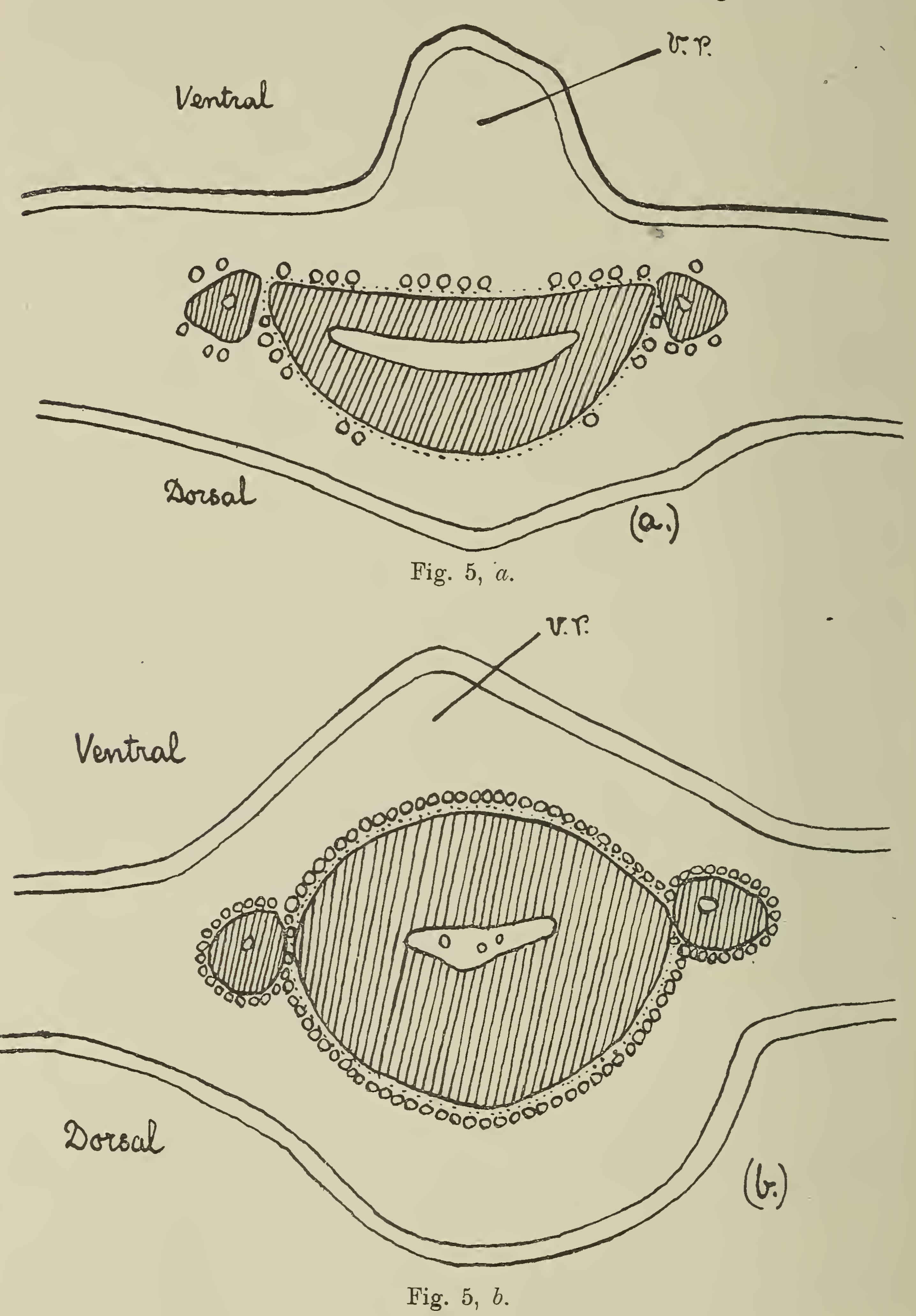


Fig. 5, *a.*

Fig. 5, *b.*

dorsal side, the ventral vessels being irregularly disposed and interspersed with one or two fibres. The vessels are comparatively large, and but three broad at most.

The phloem is of one or two layers only. These are densely packed with tannin and calcium oxalate chiefly in the form of crystal-sand. The phloem apparently surrounds the wood-cylinder almost completely. The intra-xylary tissue consists for the most part of cells with very thick walls, among which groups of thin-walled cells are interspersed, as in the stem. A certain amount of tannin and crystal-sand of calcium oxalate occurs in this tissue.

There is no continuous fibrous sheath in the midrib as in the stem and petiole. A few fibres appear here and there, associated with the main bundle, principally on the ventral side where they form a broken series.

The extra-stelar ground tissue is of more or less large parenchymatous cells, many with relatively thin walls. A number of thick-walled elements also appear, especially in the neighbourhood

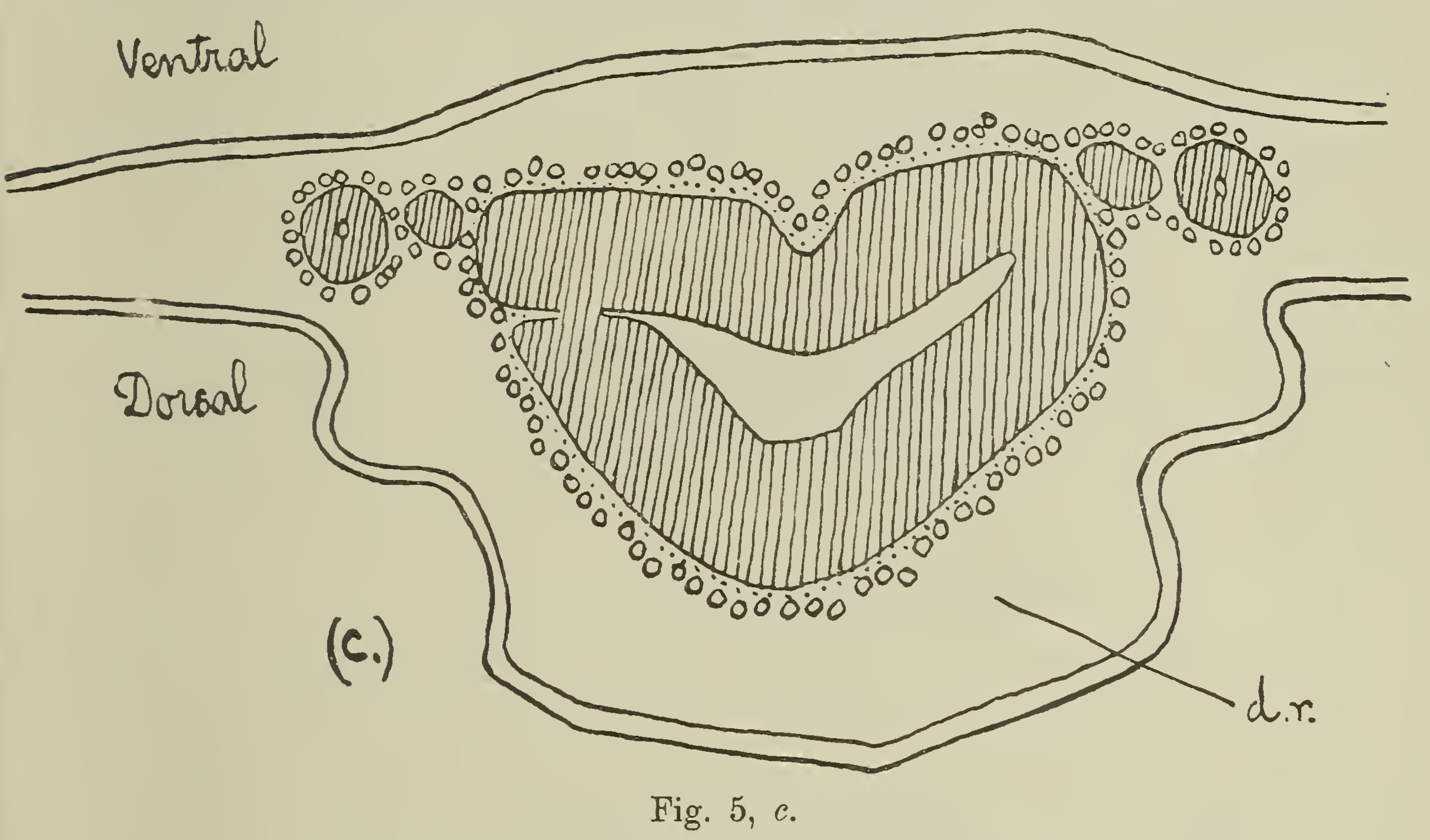


Fig. 5, *c*.

Fig. 5. Diagrams of leaf-midrib in (*a*) *Canephora madagascariensis*, (*b*) *C. angustifolia*, (*c*) *C. Goudotii*, in transverse section. *V. r.* ventral rib; *d. r.* dorsal rib; other signs as in Fig. 3.

of the bundle, where they doubtless take the place of a more definite fibrous sheath; the latter we shall meet in the case of the other two species. No definite sclerenchymatous fibrous tissue is present in the ground tissue. Tannin is abundant in this ground tissue, especially in the ventral rib. Crystal-sand of calcium oxalate, more or less loosely aggregated, is fairly plentiful.

The epidermis on both sides is similar to that of the stem, but the cuticle is even thicker.

c) Lamina. (Fig. 6, *a*.) The leaf is relatively thick. The palisade is clearly differentiated from the "spongy" tissue, but the lacunar system in the latter is but feebly developed.

A single row of fibre-bundles appears at frequent intervals in transverse section running in different directions in the interior

of the leaf; the fibres have sometimes comparatively large lumina. Relatively few vascular bundles are to be seen in section in the

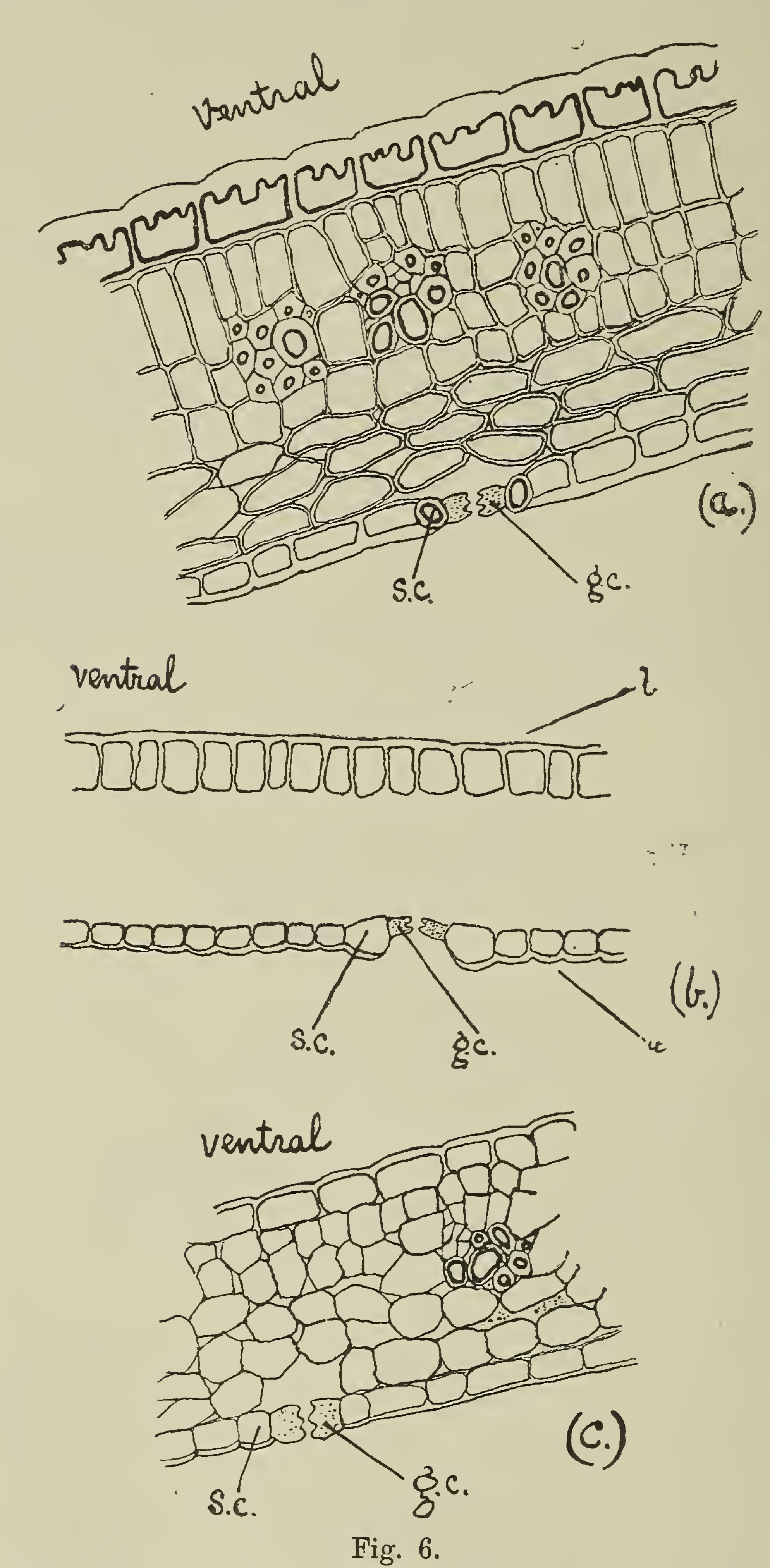


Fig. 6.

Portions of leaf lamina of (*a*) *Canephora madagascariensis*, (*b*) *C. angustifolia* (*c*) *C. Goudotii*, in transverse section, each shewing a stoma.
G. c. guard-cell; *S. c.* subsidiary cell; other signs as in Fig. 3.

blade; these comprise two or three vessels associated with a few phloem elements and fibres.

The parenchyma is generally rather thick-walled. The palisade tissue consists of about three layers, the upper of cells elongated perpendicularly to the surface, the lower of one to two layers of closely packed square cells.

Tannin is especially abundant in the palisade tissue. The "spongy" parenchyma comprises rather large cells, which appear flattened parallel to the surface. Tannin occurs in this region, but not so abundantly as in the ventral portion of the leaf. Calcium oxalate occurs chiefly in the upper layers of the spongy tissue; it takes the form principally of small aggregations of crystal-sand, but a few minute cluster-crystals are to be seen.

The upper epidermis is of rather large thick-walled brick-like cells with extremely thick cuticle, the inner surface of which is corrugated into irregular folds. There appear to be no stomata upon the ventral surface. The lower epidermis differs from the upper in consisting of smaller, flatter cells, with cuticle less strongly developed. A few stomata are visible. The guard-cells are relatively large and are not at all sunk; each is associated with a spheroidal

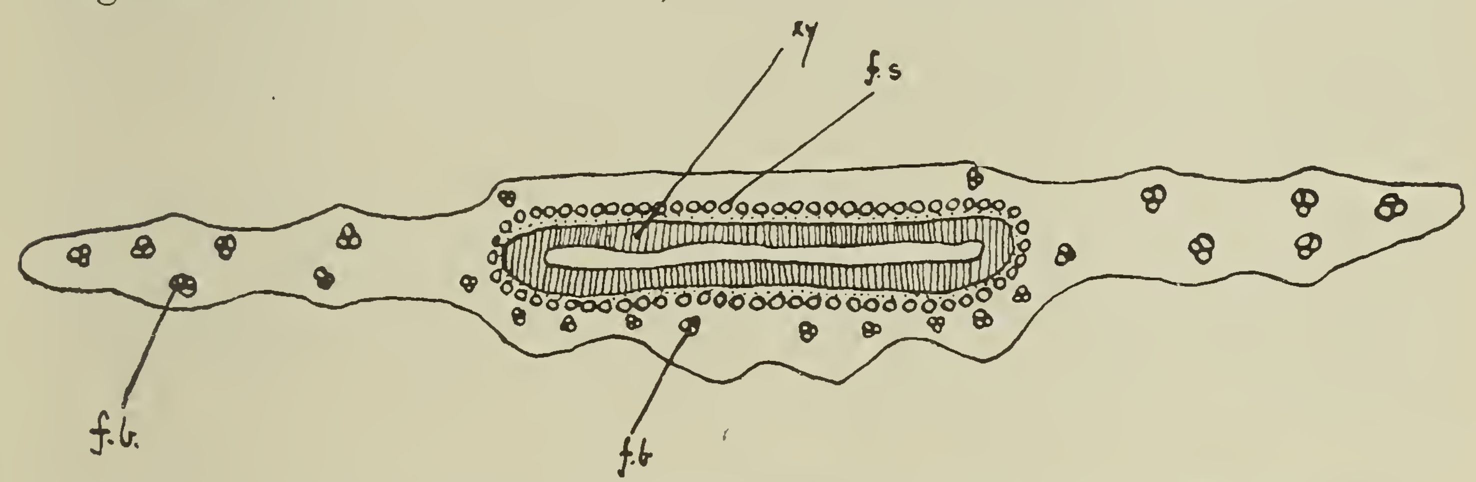


Fig. 7. *Canephora madagascariensis*. Diagramm of transverse section taken near the middle of the inflorescence peduncle.
F. s. fibrous sheath; *f. b.* fibrous strands; other signs as in Fig. 3.

auxiliary cell with rather strongly lignified walls. The stomata, we shall find, are characteristic for each of the three species under description.

III. Peduncle. The shape of the transverse section, shown in Fig. 7, offers a certain suggestion of dorsiventrality, although the organ in question presents its edge to the mother axis, at least so far as can be judged from the dried and pressed material; one surface of the swollen central portion is comparatively even, and the other folded and irregular. This suggestion, we shall see, is borne out to some extent by the internal structure.

The most conspicuous feature in the section is the flattened vascular bundle which traverses the central region. The bulk of this bundle consists of a wood-band, completely closed, the breadth being occupied by three or four xylem elements arranged in a more or less regular radial manner. The narrow space enclosed by this band is filled with large, rather thin-walled parenchyma, containing a certain amount of tannin, but no calcium oxalate.

Externally the xylem is surrounded by a practically continuous

sheath of one to two layers of small fibres; these display a nature and arrangement similar to the corresponding elements in the stem. Between this and the xylem appears a very narrow band of perished tissue which may be phloem; this contains tannin, but no calcium oxalate.

The external ground tissue, which is of limited extent, consists of large thin-walled cells resembling those of the intra-xylary parenchyma. Along the outside of one surface of the vascular bundle, and at a short distance in the ground tissue from it, about ten bundles of fibres run, at approximately equal intervals from each other; on the outer side only two fibrous bundles appear, and these are placed towards the extremities of the bundle-section. This appears to be the only anatomical indication of the dorsiventrality referred to above; we shall return to this point in the summary.

The "wings" of the peduncle show no differentiation into a ventral and dorsal surface. Both surfaces are uneven (see Fig. 7). The ground tissue is of thick-walled parenchyma, and is traversed by several fibrous bundles, irregularly disposed at frequent intervals. These bundles are vascular in some cases, including a few vessels, sometimes associated with small-celled parenchyma with thin walls.

The epidermis is the same on both sides; the cuticle is very thick, and no stomata are to be seen. Tannin is abundant throughout the peduncle, but calcium oxalate appears to be confined to the wings; here it occurs as fairly large cluster-crystals, often contained in rather large sacs of lysigenous origin.

C. angustifolia Wernham.

I. Stem. As in *C. madagascariensis* the pith consists of rather large rounded cells; but the walls are thick and sclerenchymatous throughout, no thin-walled tissue appearing. The centre of the section is, however, occupied by a lacuna, and this may represent degraded thin-walled tissue as suggested in the case of *C. madagascariensis*.

The xylem is dense — perhaps not quite so dense as in the last-named species — and the vessels and fibres are of similar character and occurrence; in this case, again, the xylem passes almost insensibly into the pith. No groups of thin-walled tissue are to be seen in association with the primary xylem; but at intervals lacunae occur, including part of the primary and secondary wood. In some cases loose sections of xylem vessels appear in these lacunae, in a manner recalling the carinal cavities of *Equisetum*. These lacunae may not impossibly represent degraded xylem-parenchyma, or at any rate degraded soft tissue analogous to that observed in *C. madagascariensis* (supra, p. 457).

A few medullary rays, each of a single layer of rather narrow cells often infiltrated with tannin, traverse the xylem ring.

The phloem consists of two or three layers, for the most part, apparently, of sieve-tube tissue. This is rich in tannin, and calcium

oxalate is very abundant, taking the form of crystal-sand and small cluster-crystals.

The phloem is surrounded by a sheath of fibres with extremely thick walls and lumina almost obliterated. This sheath is not so regularly continuous as in the case of *C. madagascariensis*. The constituent fibres are irregularly associated in groups, which, taken, together, form the more or less discontinuous sheath. The gaps in this sheath are, however, small, and are occupied by parenchyma; the latter, together with the fibres, appear from their position and arrangement to belong to the phloem.

The cortex is, in contrast with *C. madagascariensis,* for the most part of thick-walled lignified elements. Tannin is plentiful, especially in the outer zone. Calcium oxalate occurs as crystal-sand, with a fair number of cluster crystals, but is apparently less abundant than in *C. madagascariensis*.

The epidermis is very similar to that in the stem of the first species, except that the elements are relatively rather larger. There appears, moreover, to be no indication of the existence of a definite hypodermis.

II. Leaf. a) Petiole. The general anatomical structure is similar to that of the first species; there is a large median bundle, and two small lateral ones (Fig. 3, *b*).

The xylem-arc presents but little difference from that in the petiole of *C. madagascariensis,* but the ventral gap is broader. No parenchyma is associated with the xylem, as in the latter species. The medullary rays are filled with tannin. The phloem appears as a narrow band of sieve-tubes, which follows the periphery of the xylem as far as the edge of the gap. The cells are densely packed with calcium oxalate — crystal-sand and small clusters.

No definite sclerotic sheath surrounds the phloem as in the first species, but the cells of the ground-tissue in the region immediately external to the main bundle have very thick walls. This ground-tissue, which is continuous with the tissue in the concavity of the bundle-gap, is relatively thick-walled throughout. Calcium oxalate and tannin both occur abundantly, the latter especially in the outer, sub-epidermal layers.

The epidermis presents no critical differences from that in *C. madagascariensis;* there is no definite hypodermis.

Each of the small lateral bundles consists of about fifteen xylem vessels, more or less separated into two groups, associated with very little phloem. Fibrous elements, nine to twelve in number, form a discontinuous arc on the dorsal side.

b) Midrib (Fig. 5, *b*). There is a ventral rib, triangular in transverse section, with apical angle of about 120°; the dorsal side is relatively flat.

The main vascular bundle consists of a closed ring of wood, completely surrounded by phloem. The xylem-ring is roughly circular in section, and is made up of vessels much smaller and much more numerous than in *C. madagascariensis* — about six vessels broad throughout. These are arranged in a regular radial manner,

and the ring is encircled by a sheath of wood fibres, from which radial lines invade the xylem. The latter is traversed by medullary rays rich in tannin.

The phloem appears as a continuous layer some two to three cells broad, and is packed with tannin and calcium oxalate in the form of crystal-sand.

The intra-xylary ground tissue consists of rather large cells of circular section, with one or two sclerenchymatous fibres. This ground tissue is thick-walled for the most part, but a few thin-walled elements also appear. Tannin and calcium oxalate are present, the latter in the form of crystal-sand, both loose and in amorphous clusters.

Immediately external to the phloem is an unbroken sclerenchymatous sheath, a single layer of small fibres with lumina obliterated as the result of the thickness of the walls.

The extra-stelar ground tissue is of uniform parenchyma consisting of rather small thick-walled cells. There is a good deal of crystal-sand of calcium oxalate in this tissue, especially in the neighbourhood of the vascular bundle; this displays a strong tendency to aggregation into clusters. Tannin is somewhat scarce except in the ventral sub-epidermal region.

The epidermis on the ventral side is distinct from that on the dorsal. The former is composed of large cells, elongated perpendicularly to the surface as seen in section, and with thick cuticle. The dorsal epidermis consists of relatively small cells with roughly circular lumina. No hypodermis is differentiated.

c) Lamina (Fig. 6, *b*). Like that of the previous species, the leaf is of a distinctly thick type; the nature and arrangement of the tissues is essentially similar, and the parenchyma is thick-walled. Tannin abounds, especially in the palisade tissue, and also in the region underlying the dorsal surface. Calcium oxalate, in the form of crystal-sand aggregations and minute clusters, is more abundant than in *C. madagascariensis*, particularly in the interior of the leaf and in the spongy parenchyma.

The ventral epidermis consists of conspicuously large cells, square or, in some cases, elongated radially. The cuticle is not so thick as in *C. madagascariensis*. The dorsal epidermis is very distinct from the ventral, being composed of smaller, brick-like cells, with relatively thin cuticle. The small guard-cells of the stomata are appreciably sunk; each is associated with a large subsidiary cell which, apart from the cuticle, has comparatively thin walls. This type of stoma is, therefore, very different from that found in the last species.

III. Peduncle. This is essentially similar in anatomical structure to that of *C. madagascariensis*, with the important exception that the row of fibre-bundles which accompanies the main bundle in the inflorescence-peduncle of that species is absent in *C. angustifolia*.

C. Goudotii Wernham.

I. Stem. The pith is relatively much bulkier than in the other two species. The cells are roughly circular in section, and are thick-walled throughout; no lacunae appear, and this may indicate the absence of thin-walled tissue in the pith of the living plant, in contrast with the species dealt with above. Not much tannin is present in the pith; calcium oxalate is fairly abundant, a good deal of it appearing as crystal-sand, but mostly, perhaps, in the form of small cluster crystals.

The stem xylem is essentially similar to that of the other two species, but the primary wood is more sharply distinguished from the pith, its elements being considerably smaller. The fibres are very thick-walled and the vessels smaller in section. The wood-ring is perforated by a good many medullary rays, of the type described for *C. angustifolia*; there is no other parenchyma associated with the xylem, but a few small lacunae are to be seen in the region of the primary xylem.

The phloem consists of a narrow band almost obliterated with tannin, and containing also an abundance of crystal-sand. Immediately surrounding this is a fairly continuous fibrous sheath, as in the other species; this comprises only a single layer for the greater part of its extent.

The cortex is composed mostly of thick-walled cells. Tannin is not so conspicuous a feature of the cell-contents as in the other species, but calcium oxalate, in the form of crystal-sand and small cluster crystals, is very abundant. This is contained mostly in cells which appear to be larger than their neighbours, and in some cases definite sacs, formed apparently from two or three cells, are receptacles for an abundance of calcium oxalate.

The epidermis displays no distinctive features; no hypodermis appears to be differentiated.

II. Leaf. a) Petiole. This, unlike the two already described, is approximately circular in section (Fig. 3, *c*). The vascular system consists, as in the previous species, of one large median bundle and two lateral small ones. The extremities of the former are involute, and are separated by a relatively broad gap.

The xylem of the median bundle is dense, consisting entirely of vessels, which are traversed by narrow medullary rays infiltrated with tannin. The phloem appears to be composed almost entirely of sieve-tube tissue, appearing as a two to four-layered band extending continuously round the wood ring as far as the edges of the gap; this tissue is packed with crystal-sand of calcium oxalate. At several points the phloem "invades" the xylem.

As in *C. angustifolia*, no definite fibrous sheath surrounds the phloem; a few large fibres, isolated for the most part, appear in the neighbourhood of the gap.

The gap is in reality but one cell-layer broad, its relatively great width being due to the large size of the lumina of the cells composing this layer. The tissue in the concavity of the bundle

is similar to the external ground-tissue; the cells are more or less circular in section, with rather thick walls. There is, however, no special thickening of the cell-walls in the neighbourhood of the median bundle, such as we have observed in *C. angustifolia*. Calcium oxalate is abundant throughout the parenchymatous tissue; its mode of occurrence is essentially similar to that in the last-named species. There is a marked tendency for the crystal-sand to become aggregated, and a few quite large cluster crystals occur. Tannin is not very plentiful; most of it appears in a sub-epidermal band of four or five cell-layers.

The epidermis presents no special features, except that the cuticle is appreciably thinner than in the previous species.

The lateral bundles consist each of some fifteen to twenty vessels, with but little associated parenchyma. This group, moreover, is surrounded by a discontinuous set of large fibres, disposed more or less regularly.

b) Midrib (Fig. 5, *c*). The shape in transverse section is distinctive; as compared with the other species the ventral side is flat, approximately flush with the lamina. Dorsally the section presents a very prominent rib, of furrowed and folded outline.

The main vascular bundle occupies the greater part of the sectional area. The xylem forms a broad ring, the secondary elements presenting a regular radial arrangement and extending over about one half of the breadth; the primary wood is a conspicuous feature in the midrib of this species. The vessels are small and much more numerous than in either of the other two species, the xylem-band being from ten to twelve vessels broad. The fibrous system of the wood is similar to that of *C. angustifolia*, but there are more fibres towards the inner side of the ring than in that species, particularly in the ventral region. The medullary rays are very few in number, and impregnated with tannin.

The phloem is represented by a narrow band, densely packed with tannin; calcium oxalate also abounds, in the form of aggregations of crystal sand. The intra-xylary ground parenchyma consists of a few very large cells with thin walls; neither tannin nor calcium oxalate is plentiful in this tissue — the latter occurring in small sand-masses. The same applies to the extra-stelar ground tissue, except that the cells are not so large; here the tannin is confined for the most part to one or two layers immediately subjacent to the epidermis. The main bundle, and the branch bundles also, are surrounded each by a well-marked sclerotic sheath of one layer of small fibres; these are rather loosely arranged.

The upper and lower epidermal surfaces are similar, of small square cells, much as in *C. madagascariensis;* the cuticle is, however, relatively thin.

c) Lamina (Fig. 6, *c*). The blade may be described as sub-membranous, being of a thinner type than in the other two species described. Palisade and spongy tissue are not clearly differentiated; the former comprises two or three layers of cells rather smaller and richer in tannin than the underlying layers. The cell-walls

are thin; and the lacunar system is more extensive than in either *C. madagascariensis* or *C. angustifolia*.

Calcium oxalate is only fairly abundant in the lamina, but it takes the form frequently of relatively large cluster-crystals.

The central line of the transverse section is occupied by a row of vascular bundles, as in the other two species; but these are appreciably smaller, and associated with fewer fibres.

The ventral epidermis is composed of cells distinctly larger than those of the dorsal. In both, the cells are brick-shaped, with narrower ones interspersed. The cuticles are relatively thin.

The stomata are much more numerous than in the other species, as one would reasonably expect in view of the relatively mesophilous nature of this leaf. The guard-cells are not at all sunk, and each is associated with a subsidiary cell slightly smaller than the ordinary epidermal cells. The cell-walls are invariably thin in every case.

III. Peduncle. Unfortunately no material is available at present for the purpose of anatomical investigation.

Summary.

A. Characters peculiar to each species.

Each species appears to possess several anatomical characters which distinguish it from the other two; these are summarised below. How far these characters may be constant is a question which can be decided only by further investigation with more plentiful material. Taken collectively, however, the characters should at least serve to uphold the position as true species of the three forms described, thus maintaining the conclusions based upon external features.

C. madagascariensis. I. Stem. The pith contains groups of thin-walled cells. The primary xylem is associated with patches of thin-walled parenchyma, which may be xylem-parenchyma. The xylem is particularly dense, and there are no definite medullary rays. A regular and continuous sclerotic sheath immediately surrounds the phloem. The cortex is relatively thin-walled throughout. A definite hypodermis, very rich in tannin, is differentiated. Calcium oxalate is, generally, less plentiful than in the stems of the other two species.

II. Leaf. a) Petiole. The xylem of the main bundle forms an almost continuous cylinder, the ventral gap being extremely narrow. "Xylem-parenchyma" occurs at one or two points on the ring, each group passing into one of the medullary rays. The latter are conspicuous and numerous, each being some three or four cells broad.

The phloem is in some parts from four to six cells broad. A very definite and continuous sclerotic sheath surrounds the main bundle; the constituent fibres are very large, and often radially elongated in transverse section. The xylem-gap is almost completely blocked by two or three of these fibres.

b) Midrib. The main vascular bundle is shaped like the segment of a circle, with flat ventral side. No definite fibrous sheath surrounds the bundle. The xylem is somewhat loose in texture, and the ring is at most only three vessels broad; the vessels are relatively large. On the ventral side the wood is irregularly arranged, on the dorsal side it is disposed radially. There are very few fibres in the xylem.

c) Lamina. The cuticles are remarkably thick, and the inner side of the wall is irregularly wrinkled and folded. Calcium oxalate occurs chiefly in the form of crystal-sand. The stomata are not at all sunk; each of the rather large guard-cells is associated with a rounded subsidiary cell with lignified walls.

III. Peduncle. A row of fibrous bundles runs parallel with one of the flat sides of the main bundle, at a short distance from it, in the cortex.

C. angustifolia I. Stem. Calcium oxalate is of rare occurrence in the pith, and is not very abundant in the cortex. The primary xylem is associated with lacunae, which may represent degraded parenchymatous tissue.

II. Leaf. No definite sclerenchymatous sheath surrounds the main vascular bundle of the petiole, but the walls of the ground-parenchyma cells in the neighbourhood of the bundle are thickened and lignified. The wood of the main midrib-bundle is about six cells broad. The ground-tissue in the midrib is thick-walled throughout. In both midrib and lamina the ventral epidermis is readily distinguishable from the dorsal, the former consisting of relatively large cells of rectangular section, often elongated perpendicularly to the leaf-surface, while the latter is composed of much smaller cells which appear rounded in section. Calcium oxalate appears mostly as minute cluster crystals. The guard-cells of the stomata are quite small and sunk; each is more or less overarched by a large subsidiary cell with lignified walls.

C. Goudotii. I. Stem. The pith is conspicuously larger than that of the other two species, and it is not lacunar. The xylem is sharply defined from the pith. Calcium oxalate occurs in the stem mostly as small cluster crystals.

II. Leaf. a) Petiole. This is roughly circular in transverse section; the extremities of the median vascular bundle are involute. The phloem tends to invade the xylem at a few points. There is no fibrous sheath as in

C. madagascariensis, nor are the walls of the extra-stelar parenchyma-cells specially thickened near this bundle as in *C. angustifolia*. Tannin is not remarkably plentiful; a few large cluster-crystals of calcium oxalate are to be seen.

b) Midrib. The shape in transverse section is distinctive; the ventral surface is approximately flat, and there is a prominent dorsal rib. The primary xylem forms a broad band, and the wood-ring is ten to twelve vessels broad. The concavity of the bundle is occupied by a few thin-walled cells with large lumina, and the ground tissue generally is of thin-walled, relatively large cells.

c) Lamina. The leaf is comparatively thin, of a more or less mesophilous type; palisade and spongy tissue are not clearly differentiated, but the lacunar system is rela, tively well-developed. The vascular bundles are small-with few fibres. Fairly large cluster-crystals of calcium oxalate are common. The stomata are not sunk; the guard-cells are flattened parallel with the leaf surface, and each is adjacent to a small subsidiary cell with thin walls.

B. **Anatomical Characters of the genus.**

These are, as is to expected from the general external habit of these plants, of a nature usually associated with xerophily. Thus, the parenchyma is for the most part of thick-walled elements; the intercellular space-system is inconspicuous, even in the leaves where the lacunae are but feebly developed; the epidermis in all parts is provided with a remarkably thick cuticle; the fibres everywhere have exceptionally thick walls, with lumina almost or quite obliterated; the xylem vessels, too, are small as seen in section, and have small lumina.

A more or less continuous sclerenchymatous sheath, not improbably of phloem-fibres, occurs immediately external to the phloem of the stem, comprising a single layer for the greater part of its circumference; no other definite stereom is present.

The petiole is traversed by three vascular bundles— one large median strand and two quite small lateral ones; the main bundle is cylindrical and hollow, the continuity of the cylinder being interrupted by a narrow gap on the ventral side. The main bundle of the midrib consists of a continuous cylinder of xylem surrounded by phloem.

The leaf-blade is comparatively thick in all the species examined, although *C. Goudotii* shows some leaning to a thinner type. The guard-cells of the stomata are always associated each with a subsidiary cell placed

parallel to the pore and so the stomata conform to the so-called "Rubiaceous" type.[1])

The peduncle of the inflorescence is invariably borne in the axil of a leaf (see fig. 1), and so must be regarded morphologically as a stem-structure; this estimate of its nature is borne out by the fact that the main bundle is a completely-closed cylinder. The faint suggestion of dorsiventrality, both internally and externally, is curious (supra, p. 463).

As regards the cell-contents, tannin is plentiful, especially in the exterior layers (excepting, of course, the epidermis). It abounds in the phloem of all parts, and occurs throughout the ground-parenchyma, pith, and intrastelar tissue generally, and frequently in the medullary rays. In the leaf, tannin is especially abundant in the palisade tissue.

Calcium oxalate occurs in the form either of crystal-sand or of cluster-crystals; the former, moreover, displays a marked tendency to become aggregated into amorphous masses. No raphides were observed. Crystal-sand is present generally in the ground tissue, both intra- and extrastelar (pith, cortex etc.); it is usually very abundant in the phloem.

The foregoing research has been conducted in the Botanical Department of Goldsmiths College, University of London; and my acknowledgements are due to the Trustees of the British Museum for the use of the material, which was taken from the National Herbarium. I have also to thank Mr. Kench, of the Botanical Department, British Museum, for figure 1, which he copied from Drake's Hist. Nat. des Plantes in the Hist. Phys. Nat. et Pol. de Madagascar of Grandidier (vol. XXXVI, tom. VI, pl. 444, fig. 1).

---

[1]) v. Solereder, Systematic Anatomy of the Dicotyledons. Transl. Oxford, (Boodle and Fritsch) 1908. II. p. 1078.

Die Symbiose der Pflanzen als chemisches Problem.[1]

Von

Dr. Julius Zellner, Wien XVII.

Die Symbiose der Pflanzen ist ein Gegenstand von so bedeutendem Interesse, daß es nicht wundernehmen kann, wenn sich Physiologen und Biologen vielfach und eingehend mit demselben beschäftigt haben. Angesichts der mannigfachen und erfolgreichen Arbeit, welche auf diesem Gebiet geleistet worden ist, erscheint es auffallend, daß über die chemische Seite des Problems verhältnismäßig wenig Daten vorliegen und daß die Fragen: Wie sind die miteinanderlebenden Pflanzen chemisch zusammengesetzt? Wodurch unterscheiden sie sich in chemischer Beziehung? Welche Stoffe nehmen sie voneinander auf? Welche Stoffe scheiden sie aus? Wie werden diese Substanzen umgewandelt? — nur sehr unvollständig, teilweise gar nicht beantwortet werden können. Natürlich liegt das zum Teil an der Schwierigkeit des Gegenstandes, aber zweifellos läßt sich mit den gegenwärtig zur Verfügung stehenden Methoden ein tieferer Einblick in die hier obwaltenden Verhältnisse gewinnen, als es bisher geschehen ist.

Die folgende Darstellung kann daher nur ein sehr lückenhaftes Bild des Gegenstandes geben.[2])

Zunächst seien zur besseren Übersicht die wichtigsten Gruppen symbiontischer Pflanzen zusammengestellt:

1. Stickstoff assimilierende Bakterien und phanerogame Pflanzen, 2. Mykorrhizapilze und höhere Pflanzen, 3. Flechten (Pilze und Algen),	Symbiose im engeren Sinn, mutualistische Symbiose.

[1]) Vortrag, gehalten am 6. Februar 1912 in der chemisch-physikalischen Gesellschaft in Wien.

[2]) Bezüglich der Quellennachweise habe ich — soweit es angängig war — mich der Kürze wegen auf die Sammelliteratur beschränkt, von der aus die Originalarbeiten zugänglich sind.

4. parasitische Pilze und ihre Wirte,
5. phanerogame Hemiparasiten und ihre Wirte, } Parasitismus.
6. phanerogame Holoparasiten und ihre Wirte,

Was die erste Gruppe anbelangt, so findet die Symbiose in der Weise statt, daß sich an den Wurzelfasern verschiedener Pflanzen kleine Knöllchen bilden, in deren parenchymatischen Zellen sich massenhaft Bakterien (*Bacterium radicicola, Bejerinckii* u. a.) vorfinden. Solche Gebilde kommen insbesondere bei den Leguminosen vor, jedoch auch bei Elaeagnaceen, Rhinanthaceen, Koniferen und Cycadeen, und es zeigen sich hierbei Übergänge zur folgenden Gruppe.

In einer Zeit, als man sich über die Natur der Wurzelknöllchen noch nicht im Klaren war und dieselben für normale Organe der Leguminosen hielt, hat Troschke[1]) solche Gebilde an Lupinen zugleich mit den Wurzeln untersucht und dabei Folgendes gefunden:

	Wurzelknöllchen		Wurzel	
Wasser	86,95 %		76,81 %	
Asche	7,51 „	auf Trockensubstanz berechnet.	4,07 „	auf Trockensubstanz berechnet.
Rohfett	5,33 „		1,31 „	
Rohfaser	9,43 „		52,95 „	
Gesamt. Stickstoff	7,25 „		1,13 „	
Rohprotein	45,31 „		7,16 „	
Eiweiß	31,59 „		5,02 „	
Stickstoffreie Extraktstoffe	32,42 „		34,61 „	

Troschke sah auf Grund seiner Untersuchung die Wurzelknöllchen als Speicherorgane an, wozu infolge des hohen Fett- und Eiweißgehaltes hinreichende Veranlassung vorlag. Später ist von physiologischer Seite der einwandfreie Beweis erbracht worden, daß die in den Knöllchen lebenden Bakterien den Luftstickstoff assimilieren und daß die dabei gebildeten Stickstoffverbindungen größtenteils den Symbionten zugute kommen.

Leider wissen wir über die Art dieses merkwürdigen Vorganges nichts. Doch können wir uns denselben (in seinen ersten Stadien) doch wohl nur als oxydativen Prozeß mit Salpetersäure oder Nitraten als Endprodukt oder als reduktiven mit Ammoniak als Endprodukt vorstellen. Die Synthetisierung der Eiweißkörper aus den einfachen Stickstoffverbindungen wird aber nicht durch die Bakterien, sondern durch deren Wirte bewerkstelligt. Daß die stickstoffbindenden Bakterien keine Proteinstoffe bilden können, geht daraus hervor, daß sie in Reinkultur ohne Eiweißdarreichung nicht gedeihen. Umgekehrt erhalten sie von der Wirtpflanze Eiweiß und zwar so reichlich, daß sie sogenannte Mästformen bilden, welche allerdings schließlich zugrunde gehen und ihren protoplasmatischen Inhalt in die Wirtzellen entleeren, ein Vorgang, der an die Phagozytose (s. u.) erinnert. Außerdem liefern die Wirt-

[1]) Iust. botan. Jahresber. 1884. I. p. 61.

pflanzen noch den Bakterien Kohlehydrate (Zucker), welche, wie Kulturversuche ergeben haben, für das Gedeihen der Bakterien wesentlich sind und entfernen schädliche Nebenprodukte (Exkrete) aus der Umgebung derselben. Als Gegenleistung empfangen die Wirtpflanzen die durch die Bakterien gebildeten Stickstoffverbindungen, welche sie großenteils zum Aufbau ihrer Proteinstoffe verwenden. Der hohe Stickstoffgehalt der Leguminosen war schon frühzeitig den Agrikulturchemikern aufgefallen und bildete den Ausgangspunkt für die eben besprochenen Untersuchungen. Auch bei dem Zustandekommen der Symbiose spielen chemische Vorgänge mit. Die Wurzelhaare scheiden Stoffe (darunter Kaliumphosphat) aus, welche chemotaktisch wirken, so daß die im Boden befindlichen Stickstoffbakterien sich binnen kurzer Zeit um die Wurzelhaare sammeln; nun scheiden die Bakterien ihrerseits Stoffe aus, welche Veränderungen (Einrollung) der Wurzelhaare bewirken. Hiltner[1]) gelang es, diese Angriffsstoffe durch Filtration durch Chamberlandkerzen zu isolieren. Wahrscheinlich befindet sich ein zelluloselösendes Enzym (eine Zytase) darunter, vermöge dessen die Bakterien in die Wurzelhaare eindringen.

Noch weniger geklärt sind unsere chemischen Kenntnisse bezüglich der zweiten Gruppe. Hier besteht die Symbiose darin, daß die Wurzeln höherer Pflanzen von Pilzmyzelien überzogen oder durchdrungen sind. Ist der Pilz bloß als ein peripherer Mantel vorhanden, dessen Hyphen nicht ins Innere des Wirtes dringen, wie dies z. B. bei vielen Waldbäumen der Fall ist, so heißt die Mykorrhiza ektotroph, im andern Falle, wenn der Pilz auch in die Zellen des Wurzelgewebes eindringt oder nur in demselben lebt, endotroph. Die Natur aller in Frage kommenden Pilze ist nicht völlig sichergestellt; in vielen Fällen handelt es sich um Spaltpilze (z. B. bei *Alnus, Myrica, Elaeagnus*), in andern Fällen um höhere Pilze (Fadenpilze, z. B. bei *Podocarpus, Cryptomeria,* Ericineen, Orchideen).

Eine Hauptfunktion der Mykorrhizapilze scheint die Versorgung der Wirtpflanzen mit Wasser zu sein, wodurch für die letzteren eine Vereinfachung der für die Transpiration und Wasseraufnahme nötigen Einrichtungen (Wurzelverzweigung, Leitungsbahnen etc.) resultiert. In manchen Fällen, z. B. bei Orchideenpilzen, scheint diese Wasserlieferung dadurch bewirkt zu werden, daß die Pilzhyphen in den benachbarten Wirtzellen die Stärke durch ein diastatisches Ferment zu Zucker abbauen und dadurch eine osmotisch stärker wirkende Lösung in der Pflanze erzeugen, welche das Zuströmen von Wasser aus dem Boden verursacht.[2]) Daß mit diesem Wasser auch lösliche Mineralsalze in die Wirtpflanzen übergehen, ist wohl selbstverständlich. Bei Pflanzen mit herabgesetzter Transpiration, wie es die fast durchgängig mit Mykorrhiza behafteten Orchideen sind, muß aber infolge der verlangsamten Wasserzirkulation der Eintritt der nötigen Nährsalze in konzentrierterer

---

[1]) Arbeiten a. d. kais. Gesundheitsamt. 1900. I. p. 177.
[2]) Burgeff, H., Die Wurzelpilze der Orchideen.. 1909. p. 184ff.

Lösung erfolgen wie bei rein autotrophen Gewächsen und es ergibt sich die Schwierigkeit, zu erklären, wie die Aufnahme solcher, osmotisch stark wirksamer Stoffe erfolgt. In den Orchideen selbst kommt die besondere Art der Ernährung durch den geringen Gehalt an Asche und Kalziumoxalat, durch relativ reichen Zucker- und geringen Stärkegehalt und durch das häufige Vorkommen schleimiger Kohlehydrate zum Ausdruck.

Bei den Bewohnern von sehr stickstoffarmen Substraten, Hochmooren und tiefem Humus, wie z. B. *Alnus*, Ericaceen u. a., mag die Assimilation des freien Luftstickstoffes durch die Wurzelpilze von Bedeutung sein[1]); bei vielen andern Mykorrhizen, so bei denen vieler Waldbäume und Orchideen, findet eine Assimilation des Luftstickstoffes sicher nicht statt. Solche Mykorrhizapilze gehen in Reinkultur auf stickstoffreiem Nährboden zugrunde. Hingegen gedeihen sie (wenigstens diejenigen der Orchideen) auf ammonsalzhaltigem Nährboden gut, weniger eignen sich Nitrate, hingegen wirken Pepton und Salep günstig. Es ist also anzunehmen, daß sie aus dem Boden Ammonsalze und vielleicht auch stickstoffhaltige Abbauprodukte des Humus von komplizierterer Natur aufnehmen. Ebenso werden auch Kohlehydrate aufgenommen. Dies geht daraus hervor, daß es unter den mit Mykorrhiza behafteten Pflanzen Holosaprophyten gibt, welche infolge des völligen oder hochgradigen Mangels an Chlorophyll nicht assimilieren können und daher auf anderweitige Zufuhr von Kohlehydraten angewiesen sind (*Neottia, Monotropa* u. a.). Da den Wurzeln höherer Pflanzen das Vermögen der Fermentabscheidung völlig abgeht[2]) und direkt assimilierbare Kohlehydrate im Humus wohl nicht vorhanden sind, so ist es sehr wahrscheinlich, daß die Pilzhyphen Fermente ausscheiden, welche unlösliche und unaufgeschlossene Nährstoffe des Bodens abbauen. Von solchen Fermenten sind bisher allerdings nur Emulsine in größerer Verbreitung nachgewiesen, Zytasen nur ganz ausnahmsweise gefunden worden. Die in Orchideenpilzen aufgefundenen Diastasen, Invertasen und Maltasen haben, sowie die gleichfalls vorkommenden Proteasen und Tyrosinasen wohl nur für den internen Stoffumsatz Bedeutung.

Bei den endotrophen Mykorrhizen tritt außerdem in gewissen Zellen ein höchst merkwürdiger Prozeß — die sogenannte Phagozytose — ein, welche darin besteht, daß die Pilzhyphen in einem bestimmten Stadium vom Wirte förmlich aufgezehrt werden. Dabei spielen sich jedenfalls mannigfache chemische Prozesse — vorwiegend fermentativer Natur ab, wobei die Bildung schleim- und fettähnlicher Stoffe als intermediärer Produkte zu beobachten ist.[3]) Das Resultat ist eine weitgehende Resorption sämtlicher Pilzstoffe, insbesondere der Eiweißkörper und die Abscheidung eigentümlicher

---

[1]) Euler, Grundlagen u. Ergebnisse der Pflanzenchemie. Tl. II. 1909. p. 142 ff.

[2]) Czapek, Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. XXIX. 1896.

[3]) Zach, Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. CXVII. 1908. p. 973.

Exkretsubstanzen, welche sich durch große Resistenz gegen chemische Agentien auszeichnen.

Die Vorteile, welche die Mykorrhizapilze aus der Symbiose ziehen, dürften, soweit sie chemischer Natur sind, in der reichlichen Zufuhr leicht assimilierbarer Kohlehydrate (Stärke beziehungsweise Zucker) bestehen.

In der dritten Gruppe symbiontischer Pflanzen, in den Flechten, stellt sich uns der vollkommenste Typus der Symbiose dar; hier erscheinen die beiden zusammenlebenden Organismen als gleichwertige Komponenten zu einem völlig einheitlichen Gebilde vereinigt und zwar so vollkommen, daß man lange Zeit die Flechten als einheitliche Organismen betrachtete. Der eine Symbiont gehört zumeist der Gruppe der Schlauchpilze (Ascomyceten), der andere den Gruppen der blaugrünen (Phycochromaceen) oder chlorophyllgrünen Algen (Chlorophyceen) an. Wenn auch nicht gerade die in Symbiose lebenden Arten chemisch genauer studiert sind, so können wir uns doch aus den sonstigen Befunden ein ungefähres Bild von der chemischen Zusammensetzung der in Frage stehenden Pflanzengruppen bilden. Dieses gestaltet sich etwa folgendermaßen:

	Algen (mit spezieller Rücksicht auf Chlorophyceen u. Phycochromaceen)	Pilze (bes. Askomyzeten)	Flechten
Mineralstoffe	Quantitative Zusammensetzung ziemlich wechselnd: häufig große Mengen Kalk (als Oxalat und Karbonat), bisweilen hoher Gehalt an Magnesia. Häufig auch Fe-speicherung in der Zellwand und im Inhalt (Fe_3O_4). Kali relativ wenig, ebenso Phosphorsäure. Kieselsäure bisweilen reichlich	Quantit. Zusammensetzung ziemlich gleichförmig: viel Kali und Phosphorsäure, meist wenig Kalk, oft mehr Magnesia als Kalk; Eisen nur in geringer Menge, ebenso Kieselsäure	Quantit. Zusammensetzung vom Substrat abhängig. Bisweilen hoher Kalkgehalt (als Oxalat), auch Eisenoxyduloxydverbindg. Auch Kieselgehalt manchmal erheblich
Fette	nicht näher bekannt, aber reichlich vorhanden	reich an freien Fettsäuren, Kp. der Phytosteringruppe stets vorhanden, auch Lezithin verbreitet, wahrscheinlich auch Zerebrine	nicht genauer bekannt
Kohlehydrate	Stärke, Glykogen, Cyanophyci Chitin, aber fraglich	Pilzschleim, gummiartige Kohlehydrate, Mannit, Mykose, Dextrose	Lichenin, Isolichenin, Everniin, Erythrit (als Ester), Usnein
Zellwand	bei Grünalgen Zellulose, bei Cyanophyceen Chitin, aber fraglich	Membran gibt keine Zellulosereaktion, enthält stets Chitin	Chitingehalt mehrfach nachgewiesen, aber sehr schwankend; Cellulose wahrscheinlich vorkommend. Pentosane vorhanden

	Algen (mit spezieller Rücksicht auf Chlorophyceen u. Phycochromaceen)	Pilze (bes. Askomyzeten)	Flechten
Proteinstoffe	Rohprotein ziemlich reichlich. Chemische Beschaffenheit nicht näher bekannt	Rohprotein sehr reichlich, die dasselbe bildenden Stoffe nicht näher bekannt	nicht bekannt
Fermente	proteolytische Fermente, Invertasen, Diastasen	Fermente fast aller Typen vorhanden	außer Diastasen nichts bekannt
Basen	nicht bekannt	Basen der Trimethylammoniumgruppe.	nicht bekannt
Säuren	Oxalsäure	Fumarsäure, Oxalsäure, Weinsäure?	Fumarsäure, Oxalsäure, Weinsäure?
Gerbstoffe	anscheinend ziemlich verbreitet	selten und nur in geringen Mengen.	vorhanden
Farbstoffe	Chlorophyll, in den Phycochromaceen Phycocyan, daneben Karotine	kein Chlorophyll, bisweilen Karotine und andere chemisch nicht näher bekannte Stoffe	Chlorophyll, auch Phycocyan, manchesmal Karotine.
Flechtenstoffe	nicht vorhanden	nicht vorhanden	vorhanden[1])

Aus dieser, wenngleich sehr lückenhaften Zusammenstellung, geht doch mit Bestimmtheit hervor, daß die chemischen Bestandteile der Flechten durchaus nicht die einfache Summe der in den Algen und Pilzen vorhandenem Stoffe sind, sondern daß durch die Symbiose tiefgreifende Änderungen in der Zusammensetzung und im Stoffkreislauf der zusammenlebenden Organismen bedingt werden. Insbesondere scheint der Pilzsymbiont in höherem Grade hiervon berührt zu werden als die Alge. So hat man an den Hyphen mannigfaltige Ausscheidungen: kohlensauren Kalk, oxalsauren Kalk, harzartige Stoffe und insbesondere jene merkwürdige Gruppe spezifischer Substanzen getroffen, welche als Flechtenstoffe[2]) schon lange bekannt und Gegenstand vielfacher chemischer Untersuchungen gewesen sind. Diese Körper haben sauren Charakter und sind häufig Farbstoffe (von gelber Farbe). Von einigen ist eine nahe Beziehung zum Orcin (1,3 dioxy 5 methyl benzol), Betaorcin (1,3 dioxy 2,5 dimethyl benzol) und zur Orsellinsäure (2 methyl 4,6, dioxybenzoesäure 1) nachgewiesen. Orcin selbst kommt auch als solches in Flechten *(Roccella, Leca-*

[1]) Lit. Czapek, Biochemie d. Pflanzen. 1905. — Zopf, die Pilze. 1890. — Zellner, Chemie d. höheren Pilze. 1907. — Wester, Studien über das Chitin [Dissert.]. Groningen 1909.

[2]) Lit. Beilstein. 3. Aufl. Bd. 2 u. Ergänzungsbd. 2. — Zopf, die Flechtenstoffe. 1907. — Czapek, Biochem. der Pflanzen. II. p. 501 ff.

nora) vor. Andere Körper dieser Gruppe zeigen wieder eine ganz andere Konstitution, wenn auch aromatischer Natur (so z. B. die in *Evernia vulpina* vorkommende Vulpinsäure und die in *Evernia prunastri* beobachtete Pinastrinsäure), noch andere dürften hingegen von aliphatischer Struktur sein wie die weitverbreitete Usninsäure. Meist liegen diese Stoffe in freiem Zustand, bisweilen auch als Ester des Erythrits vor. Im ganzen sind etwa 140 derselben unterschieden, wenn auch nicht näher studiert, doch dürfte eine genauere Untersuchung ihre Zahl verkleinern; etwa fünfzig sind genauer untersucht, von einigen wenigen besitzt man die Konstitutionsformeln.

Das Merkwürdige liegt nun darin, daß weder bei den Algen noch bei den Pilzen je ein Stoff gefunden worden ist, welcher den Flechtenstoffen zugezählt werden könnte. Ja nicht einmal irgendwelche Stoffe, von denen aus die Bildung jener Körper ihren Ausgang nehmen könnte, ließen sich bisher auffinden. Ebenso dunkel wie ihre Herkunft ist auch ihre biochemische Bedeutung. Einerseits betrachtet man sie als exkrementäre Stoffe, da sie häufig sowie oxalsaurer Kalk an den Hyphen ausgeschieden werden, andrerseits hält man sie für Antiseptica, welchen irgend eine biologische Bedeutung zukommt. Hier liegt noch ein weites Feld pflanzenchemischer Forschung fast unbebaut. Auch sonst sind die chemischen Vorgänge der Flechtensymbiose noch wenig bekannt. Das eine steht wohl fest, daß der chlorophyllhaltige Algensymbiont Kohlenstoff assimiliert und daß die gebildeten Kohlehydrate teilweise dem Pilz zugute kommen. Der letztere mag vielleicht den meist im Innern des Thallus vorhandenen Algen Mineralstoffe und Wasser liefern. Völlig dunkel ist die Herkunft und die Gewinnung des Stickstoffs, insbesondere bei den auf nacktem Gestein lebenden Formen. Zwar scheint aus Kulturversuchen[1]) hervorzugehen, daß gewisse Flechtenalgen *(Nostoc)* den Luftstickstoff assimilieren können; auch bei manchen höheren Pilzen ist die Bindung atmosphärischen Stickstoffs höchst wahrscheinlich. Es ist aber doch auch die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß die auf Gestein lebenden Flechten das Ammoniak der atmosphärischen Luft zur Deckung ihres Stickstoffbedarfes heranziehen können.

Die vierte Gruppe symbiontischer Pflanzen ist die größte und in chemischer Beziehung mannigfaltigste; sie umfaßt die auf Pflanzen schmarotzenden Pilze, und wir wollen nun an einigen Beispielen den Chemismus des eigentlichen Parasitentums näher studieren. Wir haben hier die Möglichkeit, etwas tiefer einzudringen, da uns in einigen Fällen die Zusammensetzung der beiden Symbionten mit hinreichender Genauigkeit bekannt ist. Beginnen wir mit dem allbekannten Mutterkorn *(Claviceps purpurea)* und dem Roggenkorn *(Secale cereale)*, aus dem es sich entwickelt.

---

[1]) Heinze, Centralbl. f. Bakt. Bd. II. p. 16.

	Mutterkorn	Roggenkorn
Fett	Fett 30 %, flüssig, Olein, Palmitin, Butyrin, Glyzeride von Oxysäuren, Cholesterin, Ergosterin	Fett 1,7 %, flüssig, Olein, Palmitin, Stearin, Cholesterin, Lecithin, Galaktin (0,5 %)
Kohlehydrate	Mykose 1 %, Mannit, Dextrose, amorphe Kohlehydrate	Dextrose ?, Saccharose (2—8 %), Stärke ca. 60 % Laevulin (Synanthrose) im jungen Fruchtknoten bis 45 %, später auf 5—6 % abnehmend. Laevosin ($4\,C_6H_{10}O_5 + H_2O$), Secalose (β Laevulin) $C_{18}H_{32}O_{16}$ im unreifen Korn 2—3 %; Secalan (gummiartig), α und β Amylan (Dextrine)
Zellwand	Keine Zellulose, hingegen Chitin 2,3 %	Cellulose, Araban, Xylan, Methylpentosan, Metaraban ?, Rohfaser 2,2 %
Proteinstoffe	Proteinstoffe (nicht untersucht) ca. 2 %	Proteide 8,6 %, in Alkohol lösl. Gliadin, Glutenin, weniger Conglutin (Edestin)
Fermente	Diastase, Lipase, Emulsin	Diastase
Basen	Methylamin, Trimethylamin, Cholin, Betain, Ergotinin (= Kornutin, Secalin etc.) $C_{35}H_{39}N_5O_5$ und Hydroergotinin (= Ergotoxin) $C_{35}H_{41}N_5O_6$. Ferner Vernin $C_{16}H_{20}N_8O_8 + 3\,H_2O$ etc. Oxyphenylaethylamin und Ergothionin $C_9H_{15}O_2N_3S + 2\,H_2O$	Cholin (Lecithin)
Säuren	Milchsäure, Leucin, Asparagin ? Sekalinaminosulfosäure $C_{15}H_{26}O_{15}(NH_2)(SO_3H)$, Sekalonsäure $C_{14}H_{14}O_6$	nicht bekannt
Farbstoffe	Sklerojodin, Sklererythin, Fuskosklerotinsäure, Skleroxanthin, Sklerokristallin	nicht vorhanden
Asche	3 – 9 %	1,8—2,3 %
Wasser (lufttrocken)	4—10 %[1]	6—10 %[2]

An dieser Zusammenstellung ist vor allem auffallend die fundamentale Verschiedenheit in der chemischen Zusammensetzung der beiden Symbionten. Ohne zunächst darauf einzugehen, sei als nächstes

[1] Zellner, Chemie d. höheren Pilze. 1907. Ferner Chem. Zentralbl. 1909. II. 833 u. 1474.

[2] Wehmer, Pflanzenstoffe. 1911. p. 58.

Beispiel der Maisbrand *(Ustilago Mayds)* und sein Wirt der Mais betrachtet:

	Maisbrand	Mais
Fett	Fett 1,4 %, ergosterinartige Stoffe, Lecithin, hauptsächlich flüssige Fettsäuren, nicht näher untersucht	Fettes Öl, im Samen 4—5 %, Sitosterin, Lecithin, hauptsächlich flüssige Fettsäuren: Ölsäure, Linolsäure, aber auch Palmitin- und Arachinsäure neben anderen noch zweifelhaften Säuren
Kohlehydrate	Mannit, Erythrit (zus. 0,8 %) Glukose, gummiartiges Kohlehydrat (als Kaliverbindung)	Saccharose, Invertzucker, Stärke (bes. im Korn), dextrinartiges Kohlehydrat
Zellwand	in Alkali lösliche Membransubstanzen, Chitin, keine Cellulose	Zellulose, Xylan, Galaktan, Araboxylan (Pentosane reichlich)
Proteinstoffe	Wenig wasserlösl. Eiweiß, sonst nichts bekannt	Zein (Glutenfibrin), Edestin (Phytovitellin); Maysin, ein spezif. Eiweißkörper; Maisalbumin
Fermente	invertierendes Ferment, fettspaltendes Ferment	Fettspaltendes Ferment, Diastase, Maltase, peptolytisches Ferment (sämtlich in der Frucht)
Basen	Ustilagin (kristallisierend), amorphe Base	nichts bekannt
Säuren	eine kristallisierende, spezif. Säure	Milchsäure (Spur im Samen), Mayzensäure (spezif. Substanz), Phytin (Anhydrooxymethylen-di-phosphorsaures oder inosit-hexaphosphorsaures Calcium und Magnesium)
Gerbstoffe Farbstoffe	Gerbstoff und ein Phlobaphen vorhanden	Gerbstoff (im Korn)
Sonstiges	Harz	äther. Öl (im Korn)
Asche	4,1 %, arm an Kieselsäure [1])	Asche reich an Kieselsäure (bes. bei Blättern und Stengel) [2])

Auch hier zeigt sich eine tiefgehende Verschiedenheit in der chemischen Zusammensetzung.

Nun sei noch ein Baumschmarotzer (*Trametes suaveolens*) und sein Wirt (Salixarten) betrachtet:

[1]) Zellner, Monatshefte f. Chemie. 1910. p. 441.

[2]) Wehmer, Pflanzenstoffe. 1911. p. 38.

	Trametes	Weide (haupts. Rinde und Holz)
Fette	Fett, ergosterinart. Stoffe	nichts bekannt
Kohlehydrate	Mykose, Glukose, gummiartiges Kohlehydrat, keine Ligninsubstanz, keine Zellulose, Pentosane	Ligninsubstanz
Gerbstoffe	Phlobaphen, Gerbstoff	Gerbstoff (bes. in d. Rinde)
Harz	vorhanden	vorhanden
Fermente	diastatisches F., glykosidspaltendes F., invertierendes F., maltosespaltendes F.	Salicase (in den Blättern)
Sonstiges	flüchtiger, nach Anis riechender Stoff[1])	Salicin (Glukosid)[2])

Vergleicht man nunmehr diese Pflanzenanalysen zusammengehöriger Wirt- und Gastpflanzen, so ist das Hauptergebnis dieser Vergleichung, daß die wenigsten Stoffe unverändert aus dem Wirt in den Gast übergehen. Dies findet nur bei einigen sehr verbreiteten Stoffen wie Traubenzucker, Fettsäuren, Mineralstoffen etc. statt. Die chemische Zusammensetzung der Pilze ist also vor allem andern durch ihre systematische Stellung bestimmt. Darauf weisen viele chemische Eigentümlichkeiten hin, welche die genannten Pilze sowohl miteinander als auch mit nicht parasitischen Pilzen gemeinsam haben wie die chitinhaltige Gerüstsubstanz, Fette mit freien Ergosterinen und hohem Gehalt an freien Fettsäuren, Mykose, Mannit, Trimethylamin und Trimethylammoniumbasen etc., andrerseits die Abwesenheit von Stärke, Glukosiden und eigentl. Alkaloiden.

In zweiter Linie ist das Substrat bestimmend. Insbesondere zeigt sich die Enzymbildung der Parasiten abhängig von der chemischen Beschaffenheit seines Wirtes. So z. B. enthalten die auf Bäumen lebenden Pilze übereinstimmend glykosidspaltende Fermente, Diastasen und Maltasen, welche in Holz und Rinde befindliche Stärke und Glukoside abbauen, das Mutterkorn enthält eine Diastase, welche die Stärke des Kornes hydrolysiert, der Maisbrand eine Invertase, welche den reichlich im Mais vorkommenden Rohrzucker spaltet usw. Aber auch andere Stoffe können aus dem Substrat — wenn auch unter chemischer Veränderung — aufgenommen werden; dies ist besonders auffällig bei den Pilzen, welche auf harzreichen Hölzern leben, wie z. B. bei

[1]) Zellner, Monatshefte f. Chemie. 1907.
[2]) Wehmer, Pflanzenstoffe. 1911. p. 125.

Polyporus pinicola oder *officinalis*, bei welchem letztern der Harzgehalt bis zu 60 Proz. steigen kann.

Drittens gibt es Stoffe spezifischer Art, welche nur ganz vereinzelt vorkommen, wie z. B. mehrere Substanzen des Mutterkorns, Ustilagin und Erythrit des Maisbrandes u. a.

Was die Art des Angriffes anbelangt, so sind wir durch zahlreiche Arbeiten ziemlich darüber aufgeklärt, daß dieser vorzugsweise fermentativer Natur ist; einige dieser Fermente wandern in den Wirt hinüber und bringen dort unlösliche Stoffe in lösliche Form (Diastasen, Cytasen), bei anderen ist es wahrscheinlich, daß sie Endoenzyme sind (Lipasen?), bei anderen ist es fraglich, ob sie im Wirt oder im Gast oder in beiden tätig sind. Da offene Anastomosen zwischen Pilz und Nährpflanze meines Wissens nicht beobachtet worden sind, vielmehr die mikroskopische Beobachtung zeigt, daß der Zellinhalt der in das fremde Gewebe eindringenden Hyphen bis in die feinsten Endigungen hinein die charakteristischen Eigenschaften des Pilzplasmas aufweist, so ist es sicher, daß kein direkter Safteintritt aus dem Wirt in den Pilz erfolgt, sondern alle Substanz auf osmotischem Wege transportiert und im Pilz rasch umgewandelt wird (wenn dies nicht schon früher geschehen ist), da man gewisse Stoffe (Stärke, Rohrzucker, Glykoside, Gerbstoff), welche in erheblichen Mengen in dem umgebenden Gewebe der Nährpflanze sich vorfinden, im Pilzgewebe nicht nachweisen kann.

Außer der enzymatischen Wirkung und der Osmose müssen aber noch andere Prozesse vor sich gehen, da auch der Übergang von Stoffen aus dem Wirt in den Pilz nachgewiesen ist, deren Transport durch diese beiden Kräfte nicht erklärt werden kann. So ist z. B. bekannt, daß Baumpilze, welche auf harzreichen Substraten leben, große Mengen (bis über die Hälfte ihres Eigengewichtes) an Harzen enthalten. Dies ist um so auffallender, als die Harze keine Nährstoffe sind, und erweckt den Anschein, als ob dieselben mit anderen Stoffen gleichsam als Ballast in den Pilz hinüberwandern und sich in diesem (unter chemischer Veränderung) allmählich anreichern, während die Nährstoffe verbraucht werden. Dadurch ist natürlich eine biologische Funktion dieser Stoffe nicht ausgeschlossen.

Mit der Auflösung und Ansaugung von Stoffen aus der Nährpflanze scheint die Einwirkung des Pilzes auf sein Substrat nicht erschöpft zu sein. Es ist höchstwahrscheinlich, daß außer den Fermenten auch andere Stoffe, welche gewissermaßen Exkremente der Pilze sind, abgesondert werden. Diese Stoffe können indifferenter Natur oder sie können für den Gast giftig sein. Entweder saugt der Pilz den Wirt aus, d. h. er entzieht ihm Stoffe, ohne ein Äquivalent dafür zu bieten, doch auch ohne Gift auszuscheiden; Zersetzung und Zerstörung sind die natürliche Folge, doch muß dieser Prozeß nicht mit auffälliger äußerer Veränderung verbunden sein. Hierher gehören z. B. viele Baumpilze. Oder der Pilz vergiftet seinen Wirt, d. h. er scheidet Stoffe aus, welche pathologische Wachstumserscheinungen (Schrumpfungen, Krebse,

Gallen etc.) hervorrufen. Welcher Art diese Stoffe sind, welche den Bakterientoxinen ähnlich zu wirken scheinen, läßt sich nicht mit Bestimmtheit sagen. Erwägt man jedoch, daß in den der vorigen Gruppe angehörigen Pilzen keine, wohl aber in den krankhafte Wachstumsformen hervorrufenden Arten, wie Mutterkorn, *Claviceps microcephala,* Maisbrand, giftige Basen gefunden wurden, so drängt sich die Vermutung auf, daß es diese letzteren sind, deren Ausscheidung den Reiz zu krankhaftem Wachstum darstellt.[1])

Was die eigentlichen Pilzgallen anbelangt, so hat die nähere Untersuchung der von *Exobasidium Vaccinii* Woron. hervorgebrachten, sehr auffälligen Gallenbildungen auf den Blättern der Alpenrose *(Rhododendron ferrugineum)* ergeben, daß die chemischen Unterschiede zwischen den Blättern und den Gallen — qualitativ betrachtet — sehr gering sind, daß hingegen quantitativ bedeutende Differenzen zu beobachten sind: die Galle ist ärmer an Terpenen und Harz, Chlorophyll und Gerbstoff, hingegen reicher an Zucker (Invertzucker) und amorphen Kohlehydraten sowie an organischen Säuren. Es scheint eine Anreicherung osmotisch wirksamer Stoffe stattzufinden.[2])

Sehr wenig bekannt sind die chemischen Prozesse, welche mit den angesaugten Nährstoffen in den Pilzen sich abspielen. Am ehesten können wir uns eine Vorstellung von der Umwandlung der Kohlehydrate machen. Da es sichergestellt ist, daß das Endprodukt des enzymatischen Abbaues der in den Wirtpflanzen vorhandenen Kohlehydrate hauptsächlich Traubenzucker ist, so muß wohl von diesem die Bildung des Mannits, der Mykose und der Polysaccharide ihren Ausgang nehmen. Daß auch hierbei (reduzierende und revertierende) Fermente mitspielen, ist wohl sehr wahrscheinlich. Was die Verarbeitung der Fette betrifft, so steht jedenfalls die Tatsache, daß die Pilzfette reich an freien Säuren sind und daß fettspaltende Fermente in sehr allgemeiner Verbreitung nachgewiesen wurden, mit diesem Vorgang im Zusammenhang, ohne daß sich jedoch etwas Bestimmteres darüber sagen ließe. Bezüglich der Verarbeitung der anderen aus dem Substrat aufgenommenen Stoffe (z. B. Eiweißkörper, aromatische Spaltungsprodukte der Glykoside, Gerbstoffe, Mineralsubstanzen etc.) können derzeit kaum Vermutungen ausgesprochen werden.

Wie oben angedeutet, scheint ein wesentlicher Unterschied zwischen saprophytischer und parasitischer Lebensweise — chemisch genommen — nicht zu bestehen. Wenn dies auch in vielen Beziehungen begreiflich erscheint, so ist doch andererseits zu erwarten, daß der Angriff auf den lebenden Organismus schärfere Mittel erfordert wie der auf den toten und daß wir bei Verfeinerung der Methodik doch auf Unterschiede kommen dürften.

Bezüglich der beiden letzten Gruppen symbiontischer Pflanzen können wir uns kürzer fassen. Die Hemiparasiten besitzen Chloro-

[1]) Bezügl. des Vorausgehenden siehe Zellner, Monatsh. f. Chemie. 1910.
[2]) Noch unveröffentlichte Untersuchung des Verfassers.

phyll und können daher einen Teil der ihren Körper aufbauenden Stoffe durch Assimilation erzeugen (so z. B. die Mistel, viele Rhinanthaceen), während die Holoparasiten (z. B. *Orobanche, Lathraea,* die Rafflesiaceen) bezüglich ihres gesamten Stoffbedarfes auf ihren Wirt angewiesen sind. Die beiden Gruppen sind übrigens nicht scharf geschieden. Unsere chemischen Kenntnisse von diesen beiden Gruppen sind sehr lückenhaft, obwohl sich der Untersuchung hier keine besonderen Schwierigkeiten entgegenstellen dürften. Was die Halbparasiten anbelangt, so dürfte es sich in erster Linie um die Beschaffung der unorganischen Nährstoffe handeln. Diese Pflanzen haben meist wenig oder gar nicht entwickelte Wurzeln, so daß sie aus dem umgebenden Erdreich keine Salze aufnehmen können. Statt dessen besitzen sie eigentümliche Saugapparate — Haustorien —, mittels deren sie anderen Pflanzen oder anderen Individuen ihrer Art Säfte entziehen. In einem Falle, nämlich bei der Mistel *(Viscum)* ist eine Untersuchung der Mineralstoffe im Vergleich zu denjenigen der Wirtpflanzen angeführt worden.

	Von Viscum befallenes Holz der			Viscum auf		
	Pappel	Robinie	Tanne	Pappel	Robinie	Tanne
Rindenasche	3.04	2.06	1.61	3.46	2.13	3.14
P_2O_5	4.77	3.45	7.89	26.29	12.03	13.11
SO_3	1.49	0.78	2.80	2.09	2.74	3.35
SiO_2	5.81	11.77	2.03	4.79	6.41	1.22
Cl	1.64	1.73	1.27	1.47	2.02	Spur
CaO	66.47	75.04	67.43	32.56	45.39	27.13
MgO und Mn_3O_4	8.20	2.51	7.12	9.21	6.72	12.19
Fe_2O_3	2.38	1.88	1.02	5.41	2.20	1.52
K_2O	6.56	2.35	8.40	16.09	15.90	30.79
Na_2O	2.68	0.47	2.03	2.04	2.59	Spur[1]

Es zeigt sich, daß die Aschenstoffverhältnisse der Mistel ziemlich unabhängig von denen der Wirtpflanzen sind und mehr Ähnlichkeit mit denjenigen grüner Pflanzenteile als denen des Holzes besitzen. Dies geht besonders aus den relativ hohen Werten für Phosphorsäure und Kali hervor bei gleichzeitiger Erniedrigung des Kalkgehaltes. Ganz ähnliches findet man auch bei der Kleeseide (einem Holoparasiten); die Asche[2]) derselben ist weit reicher an Kali, meist auch an Phosphorsäure, hingegen ärmer an Kalk

[1]) Czapek, Biochemie der Pflanzen. 1911. II. p. 813.
[2]) Wehmer, Pflanzenstoffe. 1911. p. 641.

als die ihrer Wirtpflanzen (Klee, Nessel, Hanf). Da der Parasit mit seinem Wirt in osmotischer Verbindung steht, so müssen aus physikalischen Gründen auch andere Stoffe außer den Mineralsubstanzen in den Gast übergehen, welche dem letzteren zugute kommen können, selbst dann, wenn er derselben nicht unbedingt bedarf. In manchen Fällen scheint es aber, daß Substanzen mit aufgenommen werden, welche für den Parasiten schädlich sind. So ist es wohl zu erklären, daß die Mistel auf Pappeln, Tannen und Äpfelbäumen vorzüglich, auf Birken, Buchen und Platanen gar nicht gedeiht. Bei den Holoparasiten ist es selbstverständlich, daß sie ihren Wirt mit Hilfe von Fermenten auch hinsichtlich organischer Nährstoffe ausbeuten, und in einem Falle (bei der Kleeseide, Cuscuta)[1]) ist das Vorhandensein einer Diastase und einer Zytase in den Haustorien auch tatsächlich nachgewiesen.

Erwähnenswert wäre noch, daß man in den meisten phanerogamen Holoparasiten (*Monotropa, Lathraea* u. a.) Stärkekörner antrifft, welche durch Jodlösung nicht blau, sondern wein- oder braunrot gefärbt werden. Dieselben scheinen wasserreicher und weniger hoch kondensiert zu sein wie gewöhnliche Stärke. Sie werden als Amylodextrinstärke bezeichnet, sind aber nicht auf parasitische Pflanzen beschränkt.[2])

Im Ganzen sind wir über die chemischen Vorgänge bei der Symbiose höherer Pflanzen noch wenig orientiert und es liegt hier noch ein weites Feld biochemischer Forschung fast unbebaut. Doch ist bei dem wachsenden Interesse für pflanzenchemische Probleme mit Bestimmtheit zu hoffen, daß wir unter weiterer Vervollkommnung der pflanzenchemischen Analyse und mit Heranziehung physikalisch-chemischer Methoden in absehbarer Zeit in die chemischen Prozesse der Pflanzensymbiose einen näheren Einblick gewinnen werden als er uns gegenwärtig möglich ist.

---

[1]) Wehmer, Pflanzenstoffe. 1911. p. 641.
[2]) Euler, Pflanzenchemie. 1908. I. p. 60.

Über das Bluten der Pflanzen.

Von

Wlad. Schaposchnikow, Moskau.

Mit 4 Abbildungen im Text.

Die Abhängigkeit des Blutens vom Wassergehalte der Pflanzen.

Da wir es beim Bluten der Pflanzen mit einer Wasserausscheidung aus Schnittflächen oder Wunden am Stamme zu tun haben, so könnte man a priori auf Grund der Wurzeldrucktheorie erwarten, daß zwischen dieser Erscheinung und dem Wassergehalte der Pflanzen eine direkte Abhängigkeit bestehe (obwohl, soviel mir bekannt, spezielle Tatsachenbefunde in dieser Richtung nicht vorhanden sind).

Eine solche Beziehung zu der hier gestellten Frage ist aus dem Umstande ersichtlich, daß man sich gewöhnlich um eine möglichst vollständige Sättigung des Bodens vor Beginn der Blutungsversuche bemüht (Wieler[1]), Baranetzky[2])) und sogar die Versuchsobjekte in eine feuchte Atmosphäre auf 24 Stunden stellt, um einen Wasserverlust durch Transpiration zu vermeiden (Wieler). Als Grund für diese Ansicht kann die manchmal vor Beginn der Blutung beobachtete, andauernde Saugung dienen, die auf Wassermangel in den Leitungsbahnen hindeutet (Sachs). Jedoch zeigten meine ersten Versuche, daß diese Ansicht nur in äußersten Fällen richtig und die Abhängigkeit bei weitem nicht so einfach ist.

Es erwies sich als möglich, die leitenden Befunde zur Erforschung dieser Frage aus dem Vergleiche der Ausscheidung bei zwei oder mehreren Pflanzen zu erhalten, welche einige Zeit vor dem Versuch unter verschiedenen Bedingungen der Bodenfeuchtigkeit aufbewahrt wurden, da augenscheinlich der Wassergehalt der

[1]) Das Bluten der Pflanzen. (Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. 6. 1893. p. 48 u. 76.)

[2]) Über die Periodizität des Blutens. 1872. p. 28.

Gewebe in erster Linie von einer möglichen Wasserzufuhr abhängig ist. Für jeden solchen Versuch wurden gewöhnlich 2 nach Möglichkeit ähnliche Pflanzen gewählt. (Wenn es manchmal nicht gelang, vollständig ähnliche Exemplare auszusuchen, so wurde immer das dem Aussehen nach stärkere Exemplar für B gewählt.) Die eine von ihnen (A) blieb im Laufe von 2—4 Tagen unbegossen, so daß ihr Gewicht (zusammen mit der Erde) sich um 15—20 % verringerte. Die andere Pflanze (B) wurde am Tage vor dem Versuche, nachdem sie sorgfältig begossen worden war, auf 12—24[1]) Stunden in eine feuchte Atmosphäre gestellt. (Große Exemplare, die nicht mit einer Glasglocke bedeckt werden konnten, wurden in feuchtes Filtrierpapier eingehüllt und die Feuchtigkeit des Papiers während der ganzen Zeit unterhalten; z. B. bei den Birken.) Als die Pflanzen auf diese Weise vorbereitet waren, wurden sie eine nach der anderen unter destilliertem Wasser mit dem Rasiermesser in gleicher Höhe (wenn dieses manchmal unmöglich erschien, so wurde das längere Stämmchen immer für A ausgewählt) geköpft. Noch unter Wasser wurde auf die in dieser Weise erhaltenen Stämmchen mittels eines dickwandigen Kautschukringes ein kleines (ungefähr 1 cmm Rauminhalt) Glasgefäß in Form eines T-Stückes aufgesetzt, dessen mit Kautschuk versehener und zur Füllung dienender Horizontalarm während des Versuches geschlossen wurde, der obere Teil des Vertikalarmes aber ging in eine zweimal umgebogene, ungefähr in der Köpfungsebene endende Kapillare über. (Wenn eine bemerkbare Saugung stattfand, so wurde sie mittels eines in Millimeter geteilten und mit Kautschuk verbundenen Kapillars abgelesen, welche, sobald sich das Bluten zeigte, abgenommen wurde.) Besondere Aufmerksamkeit wurde auf die Schnelligkeit aller Manipulationen gerichtet (die nicht länger als 3′ dauerten), um eine Verfolgung der ersten Stadien möglich zu machen. Zum Aufsammeln der Flüssigkeit benutzte ich kleine Kolben, die mittels eines Kautschukringes direkt mit dem Halse an das Abführrohr des T-Stückes angebracht wurden; unten am Halse war in Form einer Handhabe ein zweimal umgebogenes kapillares Röhrchen angeschmolzen, welches zur Kommunikation mit der Außenwelt dient. Nach der Operation wurden beide Pflanzen begossen und während des Versuches in feuchter Atmosphäre untergebracht, so daß sie sich auf diese Weise unter gleichen Bedingungen befanden.

Für Versuche solcher Art benutzte ich einerseits Birken (3—4 jährige, nachdem sie ein Jahr in Töpfen in Erde gestanden), größere Exemplare von *Geranium hybrid.*, *Fuchsia* und *Hortensie*, welche ein gut entwickeltes Holzmassiv besitzen, anderseits *Dahlia variab.* und junge Exemplare von *Geranium haederifolium* mit einem relativ viel kleineren Leitungssystem in Form einzelner Gefäßbündel.

Wenn wir uns zu den Resultaten der Versuche wenden, so sehen wir zuerst, daß das Aufbewahren der Pflanzen vor dem Ver-

---

[1]) In einigen ersten Versuchen bedeutend länger.

suche in feuchter Luft, nicht nur das Bluten derselben, im Vergleich mit dem Bluten der Pflanzen, welche unbegossen blieben, vergrößert, sondern im Gegenteil nicht selten bedeutend unterdrückt. Besonders auffällig sind die Resultate mit der ersten Pflanzengruppe *(Birke, Fuchsia, Pelargonium hybrid)*. Folgende Tabelle gibt eine Vorstellung von den allgemeinen, während der Versuche gesammelten Saftmengen:

Pflanze	Versuchsdauer Stunden		Menge der gesammelten Flüssigkeit in Gramm	
	für A	für B	für A	für B
Birke	44	45	17.77	3.40
	$43^{1}/_{2}$		15.72	7.63
	71	$76^{1}/_{2}$	18.24	12.43
	68			10.17
Geranium hybrid.	47		3.62	0.93
	44		6.10	0.7
Fuchsia	$23^{1}/_{2}$		1.54	0.58
	22		1.38	
Dahlia	72	$73^{1}/_{2}$	22.07	12.77
	54	55	10.15	8.7
Geranium haederif.	141		2.31	1.10
	26		1.27	1.11

Diese Befunde weisen, wie es scheint, darauf hin, daß im Mittleren das Bluten bei A bedeutend das bei B übertrifft. Wenn bei einigen Versuchen dieser Unterschied nicht so groß ist, so wird dieses vollständig verständlich, wenn man die möglichen individuellen Schwankungen in Betracht zieht; außerdem gleicht, wie gleich gezeigt werden wird, eine genügend anhaltende Dauer des Versuches den Unterschied der gesamten gesammelten Flüssigkeitsmengen bedeutend aus.

Bei eingehender Betrachtung des Charakters der Sekretion bei A und B ist am bequemsten bei den Versuchen mit der Georgine anzufangen. Hier, wie auch in der weiteren Auseinandersetzung, beschränke ich mich nur auf einzelne Beispiele:

Tabelle I.

A. Von 8. VII. 1909 3 Uhr nachm. bis zum Beginn des Versuches unbegossen gelassen. Gewicht mit dem Topfe 816 g. Gewichtsverlust am Anfang des Versuches ca. 19 % der vollständigen Sättigung. 10. VII. 10^{38} in einer Höhe von 13,5 cm von der Erde geköpft. Stengeldurchmesser in der Schnittfläche 6,5 mm. Das Bluten um 12^{20} offenbart worden. Bis zu dieser Zeit eine Saugung.

B. 8. VII. 3 Uhr nachm. begossen und in feuchte Atm. gestellt. Gewicht mit dem Topfe 907 g. 10. VII. 10^{35} in einer Höhe von ca. 9 cm geköpft. Stengeldurchmesser 6,3 mm. Das Bluten sofort nach dem Köpfen.

Die Zeit der Ablesung		Der Zeitraum zwischen den Beobachtungen	Die während des ganzen Zeitraumes gesammelte Flüssigkeitsmenge in mgr		Ausflußgeschwindigkeit während 1 Stunde in mgr	
			Für A	Für B	Für A	Für B
10. VII.	11					
		$1^1/_3$		420.0		315.0
	12^{20}					
		3	1014.0	902.6	338.0	300.9
	3^{20}					
		2	1513.8	537.2	756.9	268.6
	5^{20}					
		17	8284.6	4043.0	487.3	237.8
11. VII.	10^{20}					
		5	1805.0	854.0	361.0	170.8
	3^{20}					
		2	630.0	338.4	315.0	169.2
	5^{20}					
		17	4298.6	2532.0	252.9	148.9
12. VII.	10^{20}					
		2	371.6	244.6	185.8	122.3
	12^{20}					
		3	544.8	370.4	181.6	123.5
	3^{20}					
		2	358.8	247.4	179.4	123.7
	5^{20}					
		17	2969.4	2050.2	174.7	120.6
13. VII.	10^{20}					
		2	276.6	230.4	138.3	115.2
	12^{20}					
			22.0672 g	12.7702 g		

Wenn wir bei diesem Versuche die Verhältnisse der Sekretionsgeschwindigkeiten während gleicher Zeiträume nehmen, so erhalten wir folgende Reihe[1]):

0; 11; 28; 25; 21; 19; 18; 15; 15; 14,5; 14; 12,

welche zeigt, wie der Unterschied der Ausscheidungsgeschwindigkeiten schnell in den ersten Versuchsstunden zu Gunsten von A zunimmt, dann aber allmählich sich ausgleicht.

Um den Sinn der angeführten Reihe zu verstehen, wenden wir uns zu den Veränderungen der Ausscheidungsgeschwindigkeiten für eine jede Pflanze.

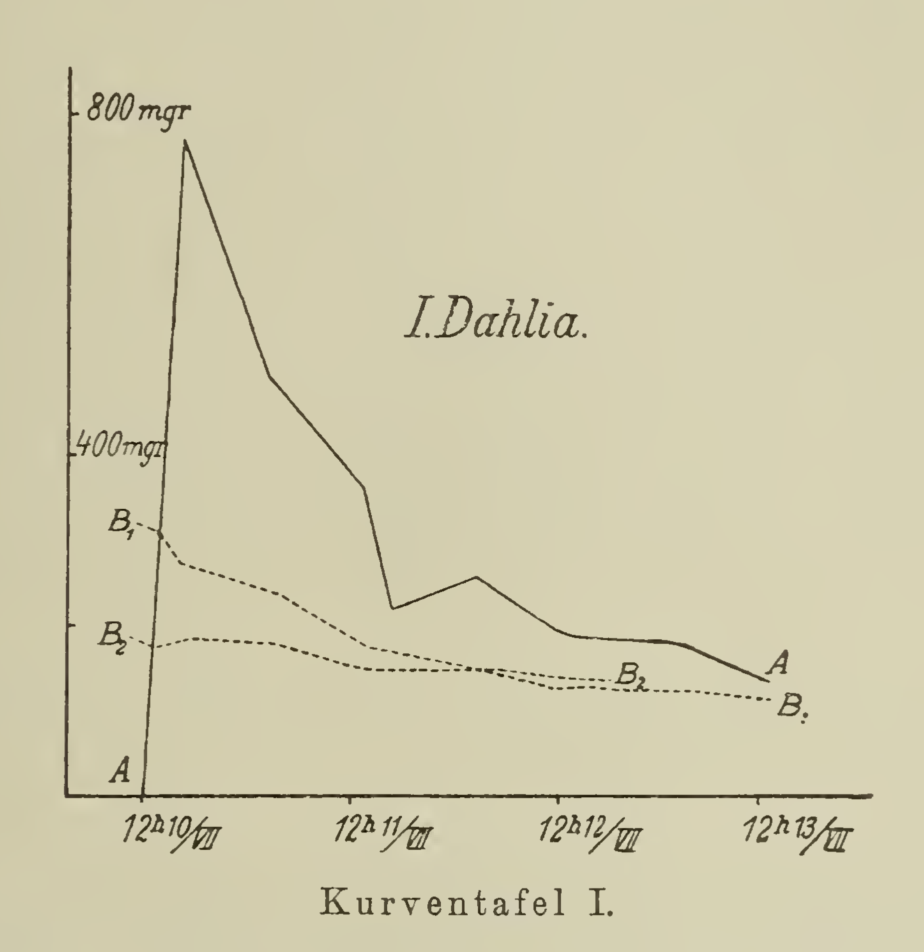
Aus der angeführten Tabelle ist nicht schwer zu ersehen, daß die Blutung für B sich durch folgende unterscheidende Merkmale kennzeichnet: Die Sekretion beginnt sofort nach dem Köpfen (1) und besitzt in der ersten Versuchszeit die größte Geschwindigkeit (2), welche während des Versuches sehr allmählich abnimmt (3). Diese Merkmale sind dermaßen charakteristisch, daß sie sich mit unveränderter Regelmäßigkeit bei jedem Versuche wiederholen (siehe Kurventafel I, B_1 B_2; vergl. auch die Resultate der von Baranetzky[2]) mit denselben Pflanzen ausgeführten Versuche.

[1]) Alle Werte in diesen Reihen gebe ich zehnmal größer an.
[2]) Über die Periodizität des Blutens. 1872.

Wenn wir die kleinste (letzte) bei den Versuchen erhaltene Ausscheidungsgeschwindigkeit = 10 nehmen, so kann man den ganzen Gang durch folgende Reihe ausdrücken:

27 : 26 : 23 : 21 : 15 : 14 : 13 : 11 : 11 : 11 : 10

Dagegen nimmt für A das Bluten eine ganz andere Form an. Hier wird vor allen Dingen nach dem Köpfen eine schroff beginnende und schnell abnehmende Saugung beobachtet, so daß man erst nach Verlauf von $^1/_2$—1 Stunde die Blutung beobachten kann. (die merkbare Größe dieser Saugung ist sehr gering [um 0,1 ccm]). Die Geschwindigkeit der Blutung nimmt allmählich bis zu einem



Kurventafel I.

gewissen Maximum zu, welches für *Dahlia* immer nahe am Anfange des Versuches (im gegebenen Fall 4—5 Stunden nach dem Köpfen) gelegen ist; hierauf nimmt die Ausscheidungsgeschwindigkeit allmählich ab. Wir erhalten hier folgende Reihe für die Geschwindigkeitsänderung (siehe auch Kurventafel I, A):

0[1]) : 24 : 55 : 35 : 26 : 23 : 18 : 13 : 13 : 12.6 : 10

Bei einigen Versuchen beobachtet man nicht einen dermaßen auffallenden Unterschied der ausgeschiedenen Flüssigkeitsmengen, wie im angeführten Falle, doch bestätigt ein Prüfen der Änderungen der Ausscheidungsgeschwindigkeiten und ihrer Verhältnisse vollkommen das oben Gesagte.

[1]) Richtiger wäre eine negative Größe.

Tabelle II.

A. Von 6^{0} 23. VII. 1909 bis zum Beginn des Versuches unbegossen. Gewicht mit dem Topfe 928 gr. Der Gewichtsverlust am Anfang des Versuches betrug ca. 16% der vollständigen Sättigung. 11^{0} 25. VII. geköpft. Bluten 12^{15}.
B. 6^{0} 23. VII. begossen und in feuchte Atm. gestellt. Gewicht mit dem Topfe 990 gr. Ca. 11^{0} geköpft. Bluten sofort nach dem Köpfen.

Die Zeit der Ablesung		Der Zeitraum zwischen den Beobachtungen	Die während des ganzen Zeitraumes gesammelten Flüssigkeitsmenge in mgr		Ausflußgeschwindigkeit während 1 Stunde in mgr	
			Für A	Für B	Für A	Für B
25. VII.	11^{15}					
		1	·	179.2		179.2
	12^{15}					
		3	730.8	526.4	243.6	175.5
	3^{15}					
		4	818.8	716.6	204.7	179.1
	7^{15}					
		15	4095.0	2635.6	273.0	175.7
26. VII.	10^{15}					
		2	402.2	301.0	201.1	150.5
	12^{15}					
		3	496.0	428.6	165.3	142.9
	3^{15}					
		3	432.6	428.2	144.2	142.7
	6^{15}					
		16	2349.2	2404.4	146.8	150.3
27. VII.	10^{15}					
		2	238.0	271.8	119.0	135.9
	12^{15}					
		4	403.2	539.4	100.8	134.8
	4^{15}					
		2	187.0	268.2	93.5	134.1
	6^{15}					

Hier offenbaren sich (ich verweise darauf als auf einen die Ausnahme bildenden Fall bei meinen Versuchen) größere unregelmäßige Schwankungen für A. Wodurch sie bedingt waren, blieb unerklärt. Außerdem übertrifft hier die Geschwindigkeit für B, welche anfänglich geringer als A ist, allmählich letztere. Jedoch verändern sich die Geschwindigkeiten in demselben Sinne, wie es im vorhergehenden Fall gezeigt worden war:

für A 0 : 26 : 22 : 29 : 21 : 18 : 15 : 16 : 13 : 11 : 10
für B 13 : 13 : 13 : 13.5 : 13 : 11 : 11 : 10 : 10 : 10 : 10

Die Reihe der Verhältnisse A : B während eines jeden Zeitraumes (0; 14; 11; 15; 13; 12; 10; 10; 9; 8; 7) unterscheidet sich aber ein wenig dadurch, daß dieses Verhältnis im Laufe der Zeit kleiner als 1 wird. Da hier die Verhältnisse sehr schwanken (obwohl eine allgemeine Regelmäßigkeit erhalten bleibt), so entsteht die Frage, ob nicht dieser Charakter der Blutungen durch individuelle Schwankungen erklärt werden müsse. Ich versuchte diese Frage zu lösen, indem ich von folgenden Erwägungen ausging:

Da während der Versuchszeit beide Pflanzen (A und B) sich unter gleichen Bedingungen befinden, so müssen wir beim Kürzen des Stammes am zweiten bis dritten Tage, wenn die Charaktere der Geschwindigkeitsänderung für A und B sich ausgleichen, für beide Pflanzen dasjenige Bluten beobachten, welches B kennzeichnet, nämlich die Veränderung der Ausscheidungsgeschwindigkeiten muß für beide Pflanzen parallel laufen, was vollkommen durch Tabelle III bestätigt wird, welche die zweite Hälfte des auf Tabelle II angeführten Versuches, nach Kürzung der Pflanze A um 5 cm und B um 8.3 cm darstellt.

Tabelle III.

Die Zeit der Ablesung		Der Zeitraum zwischen den Beobachtungen	Die während des ganzen Zeitraumes gesammelte Flüssigkeitsmenge in mgr		Ausflußgeschwindigkeit während 1 Stunde in mgr	
			Für A	Für B	Für B	Für B
27. VII.	7					
		$14^1/_4$	1661.2	?	116.5	?
28. VII.	9^{15}					
		3	321.4	372.2	107.1	124.1
	12^{15}					
		4	432.8	515.6	108.2	128.9
	4^{15}					
		2	220.2	267.2	110.1	133.6
	6^{15}					
		16	1590.0	1889.4	99.4	118.1
29. VII.	10^{15}					

Wir sahen, daß während der ersten Hälfte des Versuches (Tabelle II) das Verhältnis der Ausflußgeschwindigkeiten zu Beginn = 1,4, am Ende aber nur den halben Wert = 0,7 besitzt, wogegen dieses Verhältnis während der zweiten Hälfte des Versuches konstant ist und gleich 0,84 (0,86—0,82). Hieraus folgt, daß die zweite Pflanze (B) aus individuellen Gründen eine größere Fähigkeit zum Bluten besaß, als die erste Pflanze (A).

Wenden wir uns jetzt zu den Versuchen mit *Pelargonium haederif.* Aus der oben (S. 490) angeführten Nebeneinanderstellung der während der Versuche gesammelten Flüssigkeitsmengen ist ersichtlich, daß gerade bei dieser Pflanze der Unterschied der in allgemeinen Mengen gesammelten Flüssigkeit bei A und B sehr schwach ausgeprägt ist (das Verhältnis ist = 1,5 im besten Falle), jedoch bleibt der allgemeine Gang des Ausflusses derselben, wie die Tabellen IV und V zeigen:

Tabelle IV.

A. Vom 24. X. 1908 11^{20} vorm. bis zum Beginn des Versuches unbegossen. Gewicht mit dem Topfe 537 g. Der Gewichtsverlust ca. 22 % der vollständigen Sättigung. 27. X. 2^{30} in einer Höhe von 13,5 cm von der Erde geköpft. Das Bluten um 3 Uhr. Bis zu dieser Zeit eine Saugung.

B. 24. X. 11^{20} begossen und in feuchte Atm. gestellt. Gewicht mit dem Topfe 668 g. 27. X. 2^{30} in einer Höhe von 10 cm geköpft.

Die Zeit der Ablesung		Der Zeitraum zwischen den Beobachtungen	Die während des ganzen Zeitraumes gesammelte Flüssigkeitsmenge in mgr		Ausflußgeschwindigkeit während 1 Stunde in mgr	
			Für A	Für B	Für A	Für B
27. X.	3					
		20	1305.0	287.2	65.2	14.4
28. X.	11					
		23	352.4	279.0	15.3	12.1
29. X.	10					
		24	237.4	198.2	9.9	8.3
30. X.	10					
		24	197.2	137.4	8.2	5.7
31. X.	10					
		50	216.6	197.4	4.3	3.9
2. XI.	12	141	2308.6	1099.2		

Tabelle V.

A. Vom 31. VIII. 1910 6 Uhr abends bis zum Beginn des Versuches unbegossen. 2. IX. 10^2 in einer Höhe von 13 cm geköpft. Anfänglich schwache Saugung.
B. 1. IX. 11 Uhr begossen und in feuchte Atmosphäre gestellt. 2. IX. 10^5 in einer Höhe von 13 cm geköpft.

Die Zeit der Ablesung		Der Zeitraum zwischen den Beobachtungen	Die während des ganzen Zeitraumes gesammelte Flüssigkeitsmenge in mgr		Ausflußgeschwindigkeit während 1 Stunde in mgr	
			Für A	Für B	Für A	Für B
2. IX.	10^{20}					
		$2^1/_2$	392.4	132.8	157.0	53.1
	12^{50}					
		4	310.2	216.2	77.5	54.0
	4^{50}					
		2	87.0	101.4	43.5	50.7
	6^{50}					
		$14^1/_2$	408.4	554.4	28.2	38.2
3. IX.	9^{20}					
		3	73.2	101.2	24.4	33.7
	12^{50}	26	1271.2	1106.0		

Die Reihe für die Verhältnisse der Ausscheidungsgeschwindigkeiten sind folgende:

45; 13; 12; 14; 11 (siehe Tabelle IV);
29; 14; 8; 7; 7 (siehe Tabelle V).

Hier sehen wir, daß die Sekretion für B bedeutend langsamer abnimmt als für A, bei welcher wiederum am Anfang des Versuches eine Saugung beobachtet wird. Aus den Tabellen sieht man, daß das Maximum der Ausflußgeschwindigkeit für A ganz zum Anfang des Versuches verschoben ist, und schon am zweiten Tag die Blutungskurven fast gleich verlaufen (s. Kurventafel II).

Die auffälligsten Resultate sind mit *Geranium hybrid.* erhalten worden.

Tabelle VI.

A. Von 3^{0} nachm. 8. X. bis zum Beginn des Versuches unbegossen gelassen. Gewicht mit dem Topfe 494 gr. Gewichtsverlust am Anfang des Versuches ca. 18 % der vollständigen Sättigung. 10^{20} 11. 10. in einer Höhe von 10 cm von der Erde geköpft. Stengeldurchmesser in der Schnittfläche 0.6 cm.

B. 3^{0} nachm. 8. X. begossen und in feuchte Atm. gestellt. Gewicht mit dem Topfe 652 gr. 10^{18} 11. 10. in einer Höhe von ca. 8 cm von der Erde geköpft.

Zeit der Ablesung		Der Zeitraum zwischen den Beobachtungen	Die während des ganzen Zeitraumes gesammelte Flüssigkeitsmenge in mg		Ausflußgeschwindigkeit während 1 Stunde in mgr	
			Für A	Für B	Für A	Für A
11. X.	10^{30}					
		1	294.8	32.2	294.8	32.2
	11^{30}					
		2	549.4	61.2	274.7	30.6
	1^{30}					
		1½	277.8	42.0	185.2	28.0
	3					
		3	317.0	72.4	105.7	24.1
	6					
		16	1209.2	345.6	75.6	21.6
12. X.	10					
		2	169.6	57.0	84.8	28.5
	12					
		2	147.6	51.6	73.8	25.8
	2					
		19½	651.4	270.6	33.4	13.9
13. X.	9^{30}		3616.8	932.6		

Tabelle VII.

A. Von 7^{30} abends 5. XI. 1908 bis zum Beginn des Versuches unbegossen gelassen. Gewicht mit dem Topfe 561 gr. Gewichtsverlust am Anfang des Versuches ca. 22 % der vollständigen Sättigung. Ca. 1^{0} 9. XI. geköpft.

B. 7^{30} abends 5. XI. begossen und in feuchte Atm. gestellt. Gewicht mit dem Topfe ca. 957 gr. Ca. 1^{0} 9. X. geköpft.

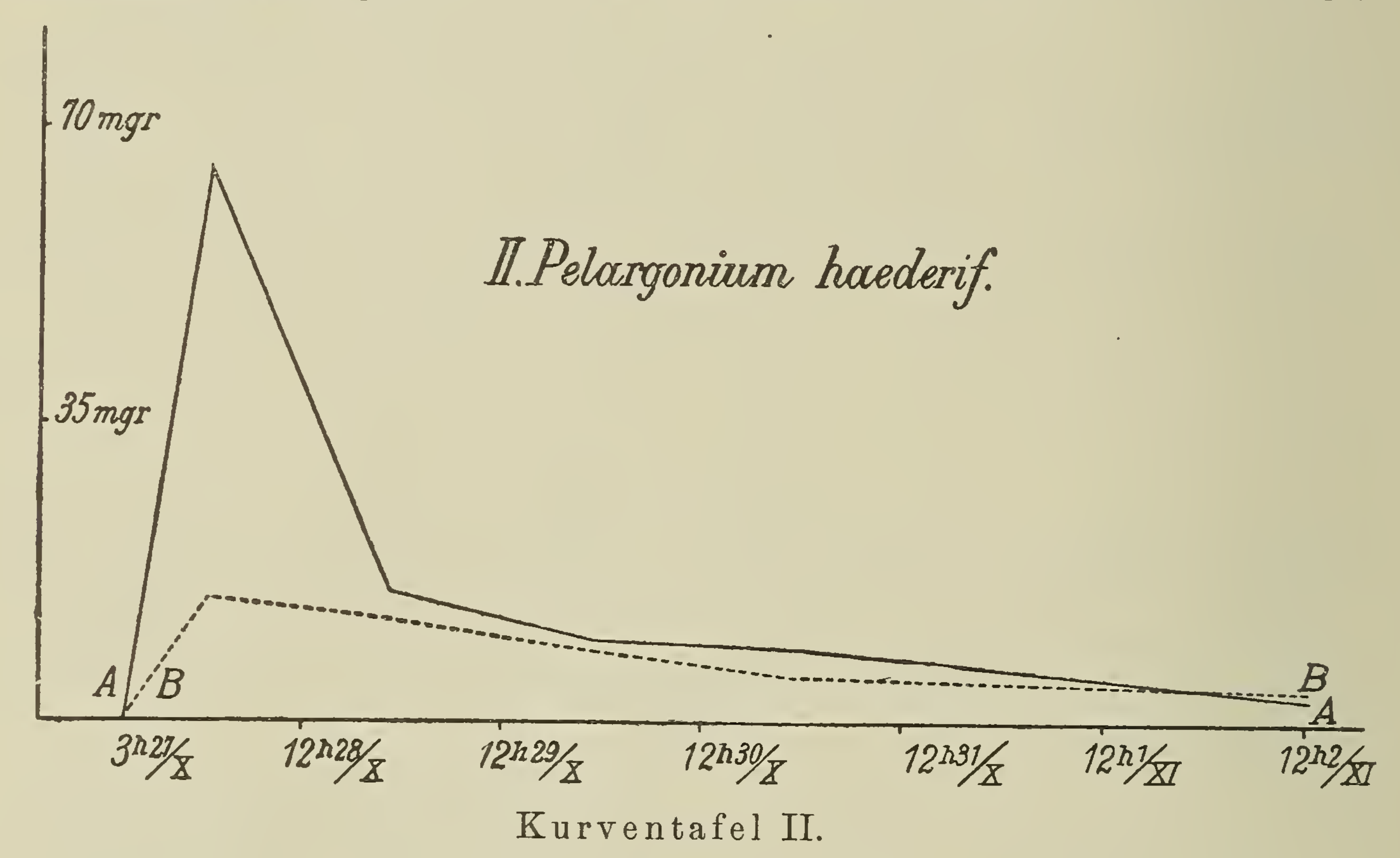
Zeit der Ablesung		Der Zeitraum zwischen den Beobachtungen	Die während des ganzen Zeitraumes gesammelte Flüssigkeitsmenge in mgr		Ausflußgeschwindigkeit während 1 Stunde in mgr	
			Für A	Für B	Für A	Für B
9. XI.	2					
		2	942.0	25.6	471.0	12.8
	4					
		18	4108.4	295.4	228.2	16.4
10. XI.	10					
		3	263.4	62.0	87.8	20.7
	1					
		4	235.4	80.6	58.8	20.2
	5					
		17	549.6	238.4	32.3	13.4
11. XI.	10					

Tabelle VIII.

Stellt das Bluten derselben Pflanzen (nach dem Kürzen, A um 3.5, B um 3 cm, die 11 30 vorgenommen war) dar, deren Bluten auf Tabelle VIII registriert ist.

Zeit der Ablesung		Der Zeitraum zwischen den Beobachtungen	Die während des ganzen Zeitraumes gesammelte Flüssigkeitsmenge in mgr Für A	Für B	Ausflußgeschwindigkeit während 1 Stunde in mgr Für A	Für B
11. XI.	1 30					
		$4^1/_2$	135.4	56.0	30.1	12.4
	6					
		16	283.4	146.4	17.7	9.1
12. XI.	10					
		8	122.0	78.4	15.3	9.7
	6					
		16	108.2	81.6	6.8	5.1
13. XI.	10					

Hier unterscheiden sich ganz am Anfang des Versuches die Ausflußgeschwindigkeiten bei A und B sehr bedeutend voneinander.



Kurventafel II.

Bei A fängt nach einer vorhergehenden auffälligen Saugung das Bluten schroff an, erreicht schnell sein Maximum, und hierauf gleicht sich allmählich der Unterschied aus, ohne jedoch ganz zu verschwinden. Ich führe das Verhältnis der Ausflußgeschwindigkeiten A und B an:

91; 90, 66; 44; 35; 30; 26; 24 (siehe Tabelle VI);
368; 139; 42; 29; 23 (siehe Tabelle VII). Nach dem Kürzen: 22; 19; 15; 13 (siehe Tabelle VIII).

Tabellen VII und VIII zeigen, daß das Verkürzen keine Änderungen in den Blutungsgang hineinbringt, was darauf hin-

deutet, daß ein allmähliches Aufhören der Blutung (bei A) nicht durch eine Verunreinigung der Gefäßmündungen, wie es schon Hofmeister bemerkt hat, erklärt werden kann. Hier ist es nötig, darauf hinzuweisen, daß bei B für diese Pflanzen das Bluten nicht sofort nach dem Köpfen beginnt, obwohl eine deutliche Saugung niemals beobachtet wird.

Jetzt sollen als Beispiele für Pflanzen mit stark entwickeltem Holzmassiv die Versuche mit der Birke angeführt werden. Hier finden wir einige Abweichungen von dem, was wir bisher gesehen haben:

Tabelle IX.

A. Einige Tage vom Versuche unbegossen. 4. IV. 1^{50} in einer Höhe von ca. 24,5 cm von der Erde geköpft. Stengeldurchmesser in der Schnittfläche 1,23 cm. Das Bluten um 3^{40}. Bis zu dieser Zeit eine Saugung = 1,75 ccm.

B. 3. IV. am Abend begossen und in feuchte Atmosphäre gestellt. 4. IV. 1^{40} in einer Höhe von ca. 24,5 cm von der Erde geköpft. Stengeldurchmesser 1,26 cm. Anfänglich schwache Saugung = 0,45 ccm. Um 2^{33} blutet.

Die Zeit der Ablesung		Der Zeitraum zwischen den Beobachtungen	Die während des ganzen Zeitraumes gesammelte Flüssigkeitsmenge in mgr		Ausflußgeschwindigkeit während 1 Stunde in mgr	
			Für A	Für B	Für A	Für B
4. IV.	2^{40}	für A für B				
	3^{50}					
		$1^1/_6$ $2^1/_3$	231.0	263.8	198.0	113.1
	5					
		3	1144.4	342.8	381.5	114.3
	8					
		$12^1/_2$	6787.6	1023.2	543.0	81.9
5. IV.	8^{30}					
		$1^1/_2$	1119.4	128.8	746.3	85.9
	10					
		$3^1/_2$	2282.2	306.2	652.1	87.5
	1^{30}					
		2	993.8	175.2	496.9	87.6
	3^{30}					
		2	813.2	158.4	406.6	79.2
	5^{30}					
		$2^1/_2$	864.6	168.4	345.8	67.4
	8					
		13	3347.4	771.8	257.5	59.4
6. IV.	9					
		1	188.8	69.0	188.8	69.0
	10					

Tabelle X.

A. Vom 19. IV. 1911 bis zum Beginn des Versuches unbegossen gelassen. Gewicht mit dem Topfe 3920 gr. Der Gewichtsverlust am Anfang des Versuches 17 % der vollständigen Sättigung. 25. IV. 10^{15} in einer Höhe von ca. 30 cm geköpft. Stengeldurchmesser in der Schnittfläche 1,28 ccm. Die Saugung = 2,45 cm bis ca. 1 Uhr, dann das Bluten.

B. 24. IV. 11 Uhr begossen und in feuchte Atm. gestellt. Gewicht mit dem Topfe 4720 gr. 25. IV. 10^{50} in einer Höhe von ca. 30 cm geköpft. Eine Saugung bis 12^{45}.

Die Zeit der Ablesung		Der Zeitraum zwischen den Beobachtungen	Die während des ganzen Zeitraumes gesammelten Flüssigkeitsmengen in mgr		Ausflußgeschwindigkeit während einer Stunde in mgr	
			Für A	Für B	Für A	Für B
25. IV.	1^{30}					
		2	266.6	167.6	133.3	83.8
	3^{30}					
		2 1/2	556.0	637.2	222.4	254.9
	6					
		2	665.8	479.6	332.9	239.8
	8					
		13	6264.0	2624.4	481.8	201.9
26. IV.	9					
		2	1157.6		578.8	
	11[1]					
		3		631.4		210.5
		3/4	399.6		532.8	
	12					
		2	1080.6	424.8	540.3	212.4
	2					
		4	1756.8	752.0	439.2	188.0
	6					
		2	666.0	322.4	333.0	161.2
	8					
		13	2906.2	1594.6	223.6	122.7
27. IV.	9					
		2		198.2		99.1
	11					
		5	860.6		172.1	
	2					
		4	524.2		131.0	
	6					
		2	209.4		104.7	
	8					
		13	1068.4		82.2	
28. IV.	9					

Tabelle XI.

A. Vom 8. V. bis zum Beginn des Versuches unbegossen gelassen. Gewicht mit dem Topfe 3480 gr. Der Gewichtsverlust am Anfang des Versuches ca. 15 % der vollständigen Sättigung. 11. V. 9^{20} in einer Höhe von 27 cm von der Erde geköpft. Stengeldurchmesser in der Schnittfläche 1,21 cm. Die Saugung = 3,8 ccm. Um 10^{15} blutet.

B. 9. V. 10 Uhr begossen. Gewicht mit dem Topfe 5550 gr. 11. V. 9^{30} in einer Höhe von ca. 28 cm geköpft. Stengeldurchmesser 1,16 cm. Schwache Saugung = 0,3 ccm.

---

[1]) A wird am 26. IV. 11 Uhr um 9,5 cm verkürzt.

Die Zeit der Ablesung		Der Zeitraum zwischen den Beobachtungen	Die während des ganzen Zeitraumes gesammelte Flüssigkeitsmenge in mgr		Ausflußgeschwindigkeit während einer Stunde in mgr	
			Für A	Für B	Für A	Für B
11. V.	10^{30}					
		5		1051.2		210.2
	3^{30}					
		4 ½ für B				
		4 für A	332.4	865.2	83.1	192.3
	8					
		13	3764.6	2257.6	289.6	173.7
12. V.	9					
		3	954.0	539.6	318.0	179.9
	12					
		3 ½	1196.6	618.0	341.9	176.6
	3^{30}					
		4	1502.6	653.0	375.6	163.2
	7^{30}					
		13 ½	5074.0	2024.0	375.9	149.9
13. V.	9					
		3 ½	1035.8	507.2	295.9	144.9
	12^{30}					
		3	783.0	413.0	261.0	137.7
	3^{30}					
		4	875.4	?	218.8	?
	7^{30}					
		14	2137.8	1455.2	152.7	103.9
14. V.	9^{30}					

Die Versuche mit der Birke sind für uns dadurch interessant, daß alle Prozesse, die bei andern Pflanzen nur mit Mühe beobachtet werden konnten, hier sehr auffällig hervortreten. Ich wies schon darauf hin, daß für A eine anfängliche schroffe Saugung sehr charakteristisch ist. Bei den anderen angeführten Pflanzen fällt diese Saugung bei den von mir angewandten abführenden Kapillarröhrchen des T-Stückes gleichfalls sehr auffällig ins Auge. Jedoch führe ich hier ihre Aufzeichnung nicht an, da ihre allgemeine Größe nicht bedeutend ist und sie offenbar von derjenigen Ausscheidung maskiert werden muß, welche man immer beim Durchschneiden von saftigen Pflanzenteilen beobachtet und die von Wieler[1]) als das Resultat einer Störung der Gewebespannung ausgelegt wurde. Bei den Versuchen mit Birken dagegen kann die Saugung leicht abgelesen werden. So wurde im ersten der hier angeführten Fälle (Tabelle IX) eine Saugung beobachtet, die im allgemeinen 1,75 ccm erreichte. Ich führe hier ihren notierten Gang an. Die Pflanzen sind am 4. IV. um 1^{50} in einer Höhe von 24,5 cm von der Erde geköpft worden.

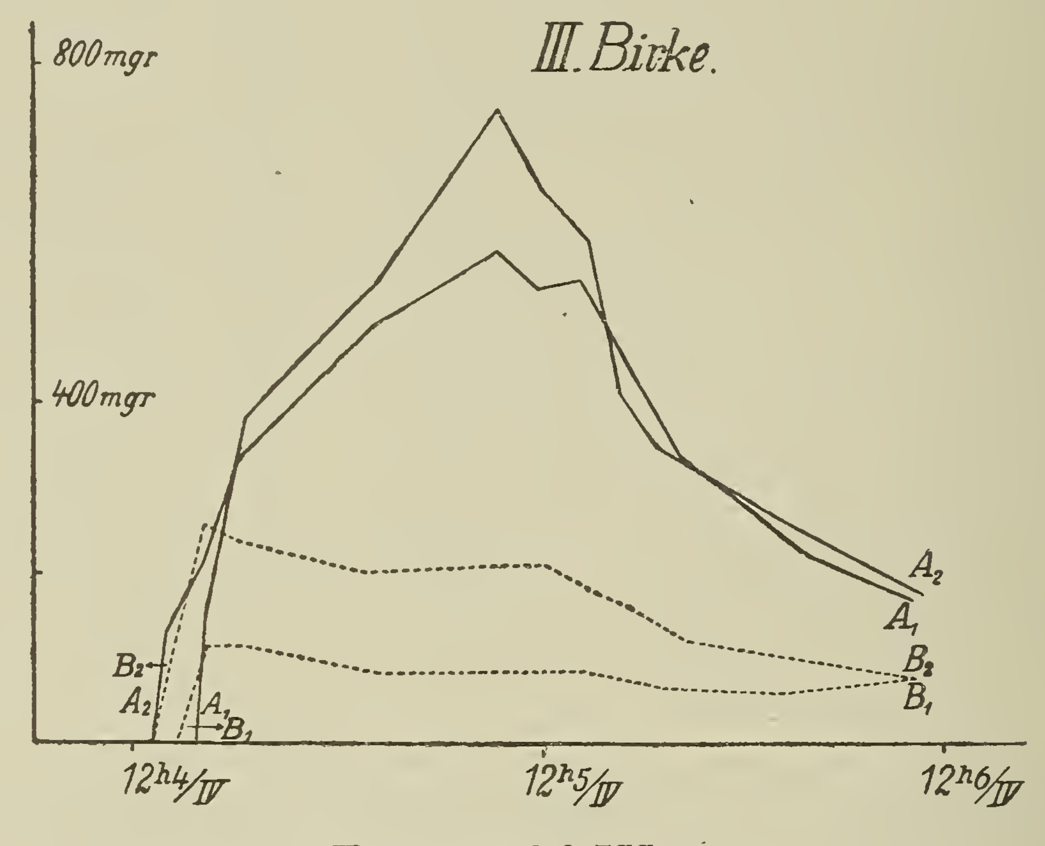
[1]) Loc. cit. p. 36.

Tabelle XII.

Von	2^{00}—2^{07} = 0.6	ccm eingesogen.	Geschwindigkeit während	1	Min.	= 0.090.
„	2^{07}—2^{20} = 0.31	„ „	„ „	1	„	= 0.024.
„	2^{20}—2^{35} = 0.29	„ „	„ „	1	„	= 0.019.
„	2^{35}—4^{00} = 0.25	„ „	„ „	1	„	= 0.010.
„	3^{00}—3^{40} = 0.3	„ „	„ „	1	„	= 0.0075.

Während $1^2/_3$ Stunden = 1,75 ccm eingesogen.

B wurde in demselben Versuch in derselben Höhe um 1^{40} am 4. IV. geköpft. Die Saugung, welche hier bis 2^{33}, das heißt 53 Min. dauerte, erreichte nur 0,45 ccm.



Kurventafel III.

Für B kann fernerhin auf 2 Stadien hingewiesen werden: Das anfänglich beginnende Bluten nimmt zu, erreicht schnell, nach 2—3 Stunden, ihr Maximum und hierauf findet ein gleichmäßiges Fallen der Kurve statt. (Hierbei kann sich eine gewisse Periodizität offenbaren).

Für A beobachtet man gleichfalls ein Zunehmen der Ausflußgeschwindigkeit, die jedoch viel auffälliger verläuft, und das Maximum wird gewöhnlich in den folgenden 24 Stunden erreicht, so daß sie vom Anfang weggerückt erscheint, hierauf folgt, wie gewöhnlich, eine Ausgleichung der Ausflußgeschwindigkeiten, was von einem schnelleren Fallen der Kurve A als bei B abhängig ist (siehe Kurventafel III). Ich führe hier die Verhältnisse der Geschwindigkeiten bei A und B an:

18; 33; 66; 87; 74; 57; 51; 51; 43; 27 (siehe Tabelle IX).
16; 9; 14, 24; 27; 25; 23; 21; 18 (siehe Tabelle X).
0; 4; 17; 18; 19; 23; 25; 20; 19; ?; 15 (siehe Tabelle XI).

Von mir wurde darauf hingewiesen, daß zur Erlangung eines solchen Charakters der Blutung, die wir bei der Pflanze A wahrnehmen, der Verlust einer gewissen Wassermenge ihrerseits erforderlich ist, was nur durch ein Austrocknenlassen des Bodens erreicht werden kann. Dabei erweist es sich, daß bis zu einer gewissen Grenze, welche meistens dem Gewichtsverlust des Topfes ungefähr um 15 %[1]) entspricht, die erforderliche Herabsetzung des Druckes in den Leitungsbahnen nicht erfolgt und der Charakter der Blutung sich nicht verändert. Man kann allerdings erwarten, daß bei den verschiedenen Pflanzen die Sache sich nicht vollkommen gleich verhält, in Anbetracht der verschiedenen Vorrichtungen zum Kampf mit der Dürre. Wenn aber die erforderliche

Tabelle XIII.

Die Zeit der Ablesung		Der Zeitraum zwischen den Beobachtungen	Die während des ganzen Zeitraumes gesammelte Flüssigkeitsmenge in mgr	Ausflußgeschwindigkeit während 1 Std. in mgr
27. IV.	2^{30}			
		3½	49.2	14.1
	6			
		2	123.8	61.9
	8			
		13	2356.4	1813
28. IV.	9			
		3	771.6	257.2
	12			
		2½	263.6	105.4
	2^{30}			
		3½	525.2	150.1
	6			
		15	1147.0	76.5
29. IV.	9			
		3	93.0	31.0
	12			

Grenze erreicht ist, so muß natürlich die Dauer ihrer Einwirkung auf die Pflanze von Bedeutung sein, und da man manchmal den Boden dermaßen austrocknen lassen muß, daß die Blättchen schon zu welken beginnen (Birke) so muß die Pflanze bei anhaltender Trockenheit des Bodens leiden und die Resultate würden schon nicht mehr präzis sein. Jedoch bietet die Erforschung der Frage des Einflusses einer größeren Trockenheit und ihrer längeren Einwirkungsdauer auf die Pflanze ein um so größeres Interesse, als bei allen bisher angeführten Versuchen die Pflanzen sogleich, bei Wahrnehmung genügender Bodentrockenheit (Gewichtsverlust 15 bis 20 %), geköpft wurden.

[1]) Dieser Wert kann bei verschiedenen Pflanzen etwas verschieden sein (siehe die Versuche mit *Geranium hybrid.*, wo diese Grenze augenscheinlich höher liegt).

Deshalb halte ich es für angebracht, hier den auf diese Frage Licht werfenden Versuch anzuführen: Auf Tabelle X waren die bei zwei Pflanzen (A und B) erhaltenen Versuche angeführt worden. Jetzt führe ich in Tabelle XIII die Resultate mit einer andern Pflanze (C) aus demselben Versuche an. Die Pflanzen A und C befanden sich vom 19. IV. unter gleichen Bedingungen, ohne begossen zu werden. Am 25. IV. wurde A in einer Höhe von 30 cm geköpft, als der Topf an Gewicht 17 % verloren hatte. Am 27. IV. wurde C geköpft; Gewichtsverlust des Topfes 19 %. Tabelle XIII stellt den Gang des Ausflusses für C dar.

Schon ein flüchtiger Blick auf die Tabelle ist genügend, um eine bestimmte Gesetzmäßigkeit wahrzunehmen. Aber noch auffälliger tritt sie hervor, wenn man für jede Tabelle die vom Anfang des Versuches gleich entfernte Ausflußgeschwindigkeit nimmt und mit ihr alle andern bei demselben Versuch erhaltenen vergleicht. Da der Anfang des Versuches für beide Pflanzen nach der Tageszeit (bei A 10^{15} 25. IV., bei C 9^{30} 27. IV.) fast zusammenfällt, so ist es zum Vergleich bequem, folgende Ablesungen zu nehmen: Für A zwischen 9—2 Uhr am 27. IV. (Geschwindigkeit 172,1), für B zwischen 9—12 Uhr am 29. IV. (Geschwindigkeit 31,0) und wir erhalten folgende Reihe[1]):

8 : 13 : 19 : 28 : 34 : 31 : 31 : 19 : 14 : 10 (siehe Tabelle X)
5 : 20 : 58 : 83 : 34 : 48 : 25 : 10 (siehe Tabelle XIII)

Wir sehen, daß bei längerer Einwirkungsdauer und größerer Bodentrockenheit das Bluten im allgemeinen schwächer wird. Die Blutungskurve aber steigt und fällt steiler, obwohl die Lagen des Maximums in beiden Fällen zusammenfallen.

Wie bekannt, rief der Charakter der Geschwindigkeitsänderung beim Bluten eine Meinungsverschiedenheit bei Baranetzky[2]) und Hofmeister[3]) hervor. Hofmeister beobachtete, daß das Bluten entweder gleichmäßig vom Anfange des Versuches an abnimmt, oder in der großen Mehrzahl der Fälle anfänglich bis zu einem gewissen Maximum zunimmt und hierauf zu fallen beginnt. Dagegen hält Baranetzky ein allmähliches gleichmäßiges Fallen der Kurve vom Anfange des Versuches an für charakteristisch und allgemein verbreitet. Meine Versuche bestätigen augenscheinlich beide Ansichten, indem sie eine Abhängigkeit vom Wassergehalt des Pflanzengewebes im Momente des Köpfens der Pflanzen feststellen. Wie bekannt, bemühte sich Baranetzky vor dem Versuch um eine möglichst vollständige Sättigung des Objektes mit Wasser.

Die Versuche stellen eine überaus vollständige Einförmigkeit im Ausflußcharakter bei verschiedenen Pflanzen fest in dem Falle, wo eine Herabsetzung des Druckes in den Leitungsbahnen nicht

[1]) Alle Werte zehnmal größer.
[2]) Loc. cit. p. 30—31.
[3]) Flora. 1862. p. 106.

stattfindet. Die Blutungskurve kennzeichnet sich in diesem Falle durch ein allmähliches Fallen von Anfang des Versuches (siehe Kurventabellen). Wenn mitunter hier eine Verschiedenheit beobachtet wird, so findet sie nur in der allerersten Zeit statt: Bei der Georgine beginnt das Bluten sofort nach dem Köpfen und offenbart hier die maximale Geschwindigkeit; bei anderen Pflanzen *(Pelargonium)* beginnt das Bluten nicht sofort, sondern es vergeht eine gewisse Zeit, in welcher weder eine Blutung noch eine Saugung zu bemerken ist, oder es tritt sogar eine schwache Saugung auf (Birken). Das letztere kann seine Erklärung darin finden, daß bei Pflanzen mit stark entwickeltem Holzkörper, und besonders bei perennierenden, nicht das ganze Holzmassiv in gleichem Maße an der Wasserleitung beteiligt ist, sondern viele Elemente, welche die Rolle „von Wasserbehältern spielen und das Wasser nur im Moment äußerster Wassererschöpfung des Holzmassivs und bei Entstehung hoher Spannung abgeben", gleichfalls auch den Wasserverlust sehr allmählich ergänzen.[1])

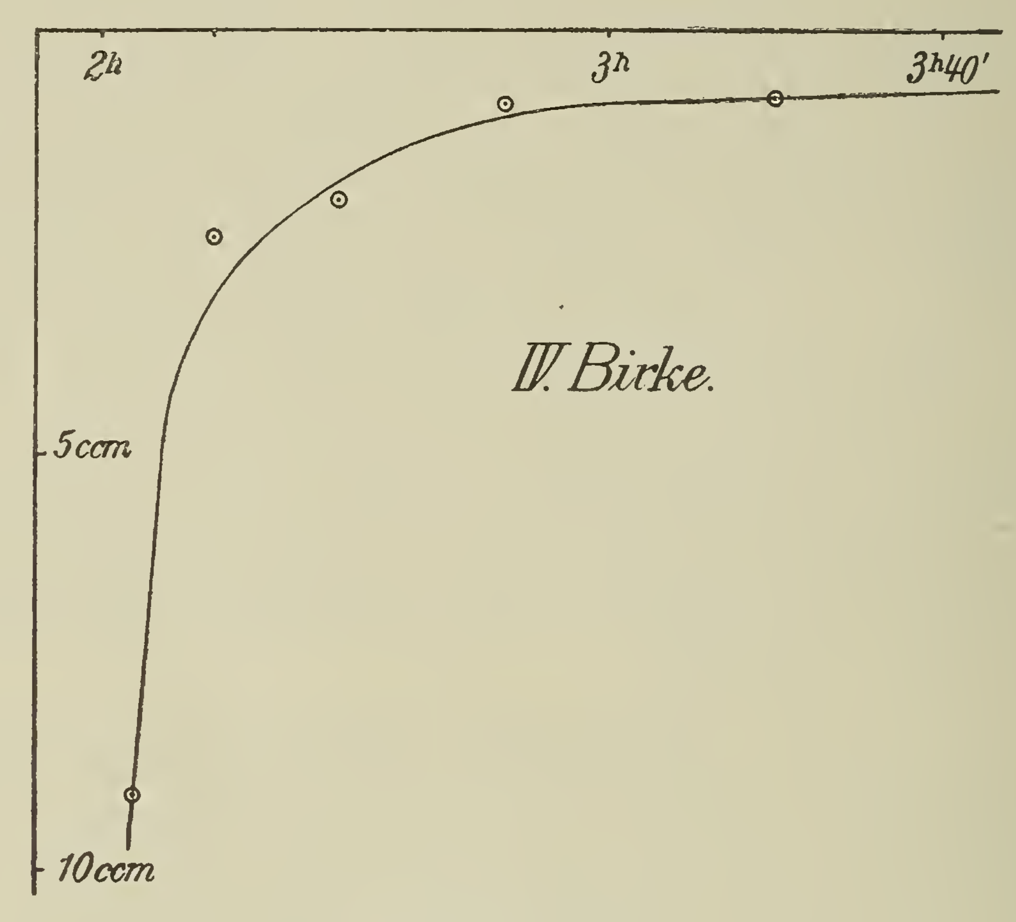
Wenn im Momente des Öffnens der Gefäße eine Herabsetzung des Druckes (Saugung) besteht, so nehmen die Blutungskurven eine gänzlich andere Form an, welche außerdem bei verschiedenen Pflanzen etwas verschieden ist. Gemeinsam für alle Pflanzen sind folgende Eigenschaften: a) die Blutung beginnt mit einer schroffen Saugung, welche schnell verschwindet, b) hierauf steigt die Blutungskurve mehr oder weniger schnell bis zu einer gewissen maximalen Geschwindigkeit, c) und beginnt hiernach allmählich zu fallen. Was aber die einzelnen Pflanzen anbetrifft, so muß man eine nicht uninteressante Verschiedenheit feststellen.

Wenn wir zum Vergleich die extremen Fälle, Georgine und Birke annehmen, so äußert sich außer der Lage des Maximums, welches bei der Georgine immer nahe am Anfang des Versuches (4—5 Stunden) gelegen ist, bei der Birke aber durch einen bedeutenden Zeitraum vom Anfang des Versuches entfernt ist (mehr als 24 Stunden), der Einfluß einer Herabsetzung des Druckes in den Leitungsbahnen bei der Birke weit auffälliger, wie es schon ein flüchtiger Blick auf die Kurventabelle zeigt, wogegen bei der Georgine die Folgen der Herabsetzung des Druckes nicht so bedeutend sind und sich schneller ausgleichen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß das im Zusammenhang mit der Mächtigkeit des Leitungssystems steht, obwohl als entscheidende in dieser Beziehung nur solche Versuche anerkannt werden können, die mit Pflanzen verschiedenen Alters, aber von einer Art ausgeführt worden sind.

Man könnte glauben, daß an und für sich das Bluten derjenigen Pflanzen, in deren Leitungssystem im Moment der Köpfung eine Herabsetzung des Druckes stattfand, denselben Charakter allmählichen Fallens der Kurve darstellt, welcher in dem Fall be-

[1]) Wottschal, Über die Saftbewegung in den Pflanzen. 1897. p. 358. (Russisch.)

obachtet wird, wo die Druckherabsetzung am Anfang des Versuches ausbleibt und nur von der infolge von Wassermangel im Holzkörper sich einstellenden Saugung maskiert wird. So kann aus der Konstruktion zweier Kurven, von denen die eine das gleichmäßig abnehmende Bluten, die andre die am Anfang schnell fallende und allmählich verschwindende (siehe Kurventafel IV) Saugung darstellen würden, bei gewisser Kombination beider eine Kurve, welche an die Blutungskurve bei Herabsetzung des Druckes in den Leitungsbahnen erinnert, erhalten werden. Aber zweifellos erklärt diese Ansicht nicht alle Seiten der Erscheinung. Vor allen Dingen setzt sie voraus, daß diese resultierende Kurve immer im Innern des ersten Komponenten liegt. Indessen wird ohne Ausnahme bei allen Versuchen das umgekehrte beobachtet; das Bluten ist bei



Kurventafel IV.

Pflanzen mit einer Druckherabsetzung in den Leitungsbahnen immer energischer, wenigstens in der Periode maximaler Geschwindigkeit. Anderseits wird der Einfluß einer Druckherabsetzung in den Leitungsbahnen dadurch beseitigt, wie wir es auf p. 497 sahen, daß die Pflanzen zur Nacht feucht untergebracht wurden, währenddessen das Geschwindigkeitsmaximum manchmal nach mehr als 24 Stunden von Anfang des Versuches erreicht wird, indem der Beginn des Versuches immer mit der Versetzung des Objekts in Bedingungen größter Feuchtigkeit verbunden ist. Außerdem steht das immer relativ schnelle Fallen der Geschwindigkeit (wodurch, wie wir sahen, die allmähliche Annäherung der Ausflußgeschwindigkeiten beider Pflanzen beim Versuch erklärt wird) nach Erreichung des Maximums in direkten Widerspruch mit einer analogen Erklärung, die offenbar einen Parallelismus der Kurvengänge verlangen würde.

Wenn wir uns auf denjenigen Standpunkt stellen, der jetzt immer größere Verbreitung findet (Dixon[1]), Leclerc du Sablon[2]), nach dem die Sekretion beim Bluten von der Anwesenheit osmotisch wirkender Stoffe[3]) in den Gefäßlumen abhängt, so muß man offenbar bei Wassermangel ein Zunehmen der Konzentration in ihnen erwarten. Obwohl aus dieser Vermutung wohl gar eine allgemeine Form der Blutungskurve gefolgert werden könnte, so finden wir wiederum einen Widerspruch mit dem, daß das Geschwindigkeitsmaximum auf volle 24 Stunden verrückt sein kann, während das Begießen während eines geringeren Zeitraumes wirkt.

Bei allen Versuchen gibt die Vergleichung des Blutungsganges der Pflanzen A und B ein Auseinandergehen der Kurven bis zur Wendung der Kurve A (maximale Geschwindigkeit), hierauf jedoch fällt die Kurve A schneller als Kurve B (siehe Kurventabelle). Zu guterletzt, wenn keine Nebenumstände vorhanden sind, die eine Fortsetzung der Ablesung verhindern, erhalten wir einen Parallelismus der Kurvengänge.

Wenn die Möglichkeit vorhanden sein würde, in allen Beziehungen völlig übereinstimmende Pflanzen A und B auswählen zu können, so würden im allgemeinen drei Fälle denkbar sein: a) die Geschwindigkeiten gleichen sich aus und die Kurven A und B fallen im Laufe der Zeit zusammen (Kurventafel II) b) wenn die Pflanze A schneller die Bedingungen ausnutzt (sagen wir Konzentration der Lösung in den Gefäßlumen), welche das Bluten bedingen, so müssen die Kurven sich schneiden und im Resultat wird das Bluten von A schwächer als bei B sein (oben Tabelle V), c) oder endlich bleibt das Bluten in A immer ein wenig mehr energischer und nur bei B parallel (oben Tabellen VI und VII). Leider geben die oben angeführten Versuche nicht vollkommen zuverlässige Befunde zur Lösung dieser für das Verständnis des Blutens so überaus wichtigen Frage. Am meisten wahrscheinlich ist jedoch der letzte Fall, als der am häufigsten bei den Versuchen vorkommende, da immer, wie erwähnt, die nach dem Aussehen stärkere Pflanze für B gewählt wurde.

Wenn die Sache sich so verhält, so erscheint es sehr wahrscheinlich, daß wir beim Bluten der Pflanzen mit einer Druckherabsetzung in den Leitungsbahnen es mit einer komplizierten Erscheinung zu tun haben. In diesem Falle kann man die Blutungskurve als eine Summe von zwei Kurven betrachten, von denen die eine nichts anderes als der gleichmäßige Ausfluß ist, welcher im Falle wasserreicher Objekte im Beginnmomente des Versuches beobachtet wird, während die andere Komponente eine überaus eigentümliche Form darstellen würde; sie fängt mit einer schroffen Saugung an, die schnell abnehmend, durch ein mehr oder weniger

---

[1]) Transpiration and the Ascent of Sap. (Progress. rei botan. Vol. III. 1909. p. 552.)

[2]) Sur la mécanisme de la circulation de l'eau dans les plantes. (Rev. gén. Bot. T. XXII. p. 129.)

[3]) Welche Stoffe auch in unverletzten Gefäßen vorhanden sein sollen.

schnell zunehmendes Bluten ersetzt wird, welches nach Erreichung des Maximums allmählich bis 0 fällt.

Natürlich können diese Erwägungen irgend ein Gewicht nur in dem Fall erhalten, wo Gründe zur Annahme vorhanden sind, daß diese zwei Komponenten ihre Entstehung verschiedener, durch Köpfung geöffneter Gewebe verdanken. Diese Vermutung erscheint um so mehr wahrscheinlicher, da bei der Verschiedenheit des Ausflußganges für A bei *Georgina* und *Geranium* einerseits und bei der Birke andererseits — der Verschiedenheit, welche aller Wahrscheinlichkeit nach auf die Verschiedenheit in der Entwickelung des Leitungssystems zurückzuführen ist — das Bluten bei B überall auffallend ähnlich ist.

Inwiefern diese Ansicht durch Tatsachenbefunde bestätigt werden kann, werde ich mich in nächster Zeit zu zeigen bemühen.

Pflanzenphysiol. Kabin. d. K. Universität Moskau.

